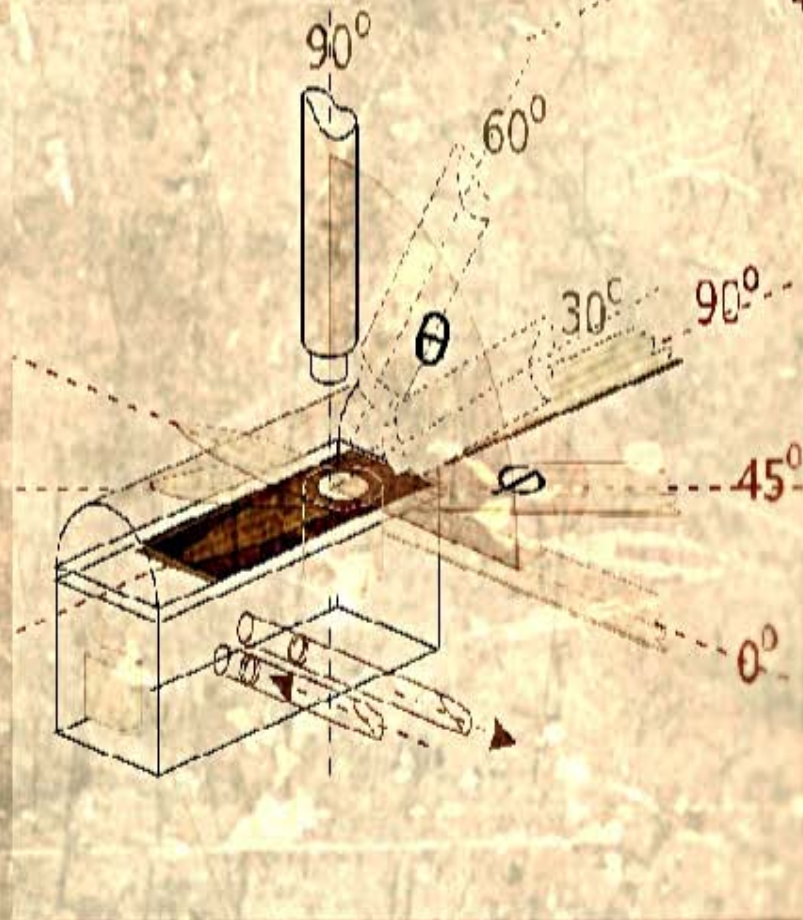


Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών  
Τμήμα Γεωπονικής Βιοτεχνολογίας  
Εργαστήριο Φυσιολογίας και Μορφολογίας Φυτών

**Επίδραση του πλάγιου φωτισμού στη φωτοσυνθετική ταχύτητα σε σχέση με την ανατομία των φύλλων. Μελέτη μέσω ανταλλαγής αερίων**

**Νικολέτα Κ. Δάρρα**

thylakoid lumen



**Πτυχιακή Μελέτη**

**Αθήνα 2015**

---

## ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

---

Η πτυχιακή εργασία εκπονήθηκε στο Εργαστήριο Φυσιολογίας και Μορφολογίας Φυτών υπό την επίβλεψη του Επίκουρου Καθηγητή κ. Γεώργιου Λιακόπουλου. Θα ήθελα λοιπόν να του εκφράσω ένα μεγάλο ευχαριστώ για την ανάθεση, επίβλεψη και διόρθωση της πτυχιακής μου εργασίας, καθώς και για την αμέριστη βοήθεια και την φιλική του στάση.

Ευχαριστώ τον καθηγητή κ. Γεώργιο Καραμπουρνιώτη και την Λέκτορα κ. Στυλιανή Χωριανοπούλου, για την συμμετοχή τους στην επιτροπή και την διόρθωση της πτυχιακής μου μελέτης.

Θα ήθελα επίσης να ευχαριστήσω ιδιαίτερος το μέλος Ε.Ε.ΔΙ.Π. του εργαστηρίου κ. Δημοσθένη Νικολόπουλο για την καθοριστική βοήθεια του και την φιλική του διάθεση, καθώς και όλα τα μέλη του εργαστηρίου για τη βοήθεια τους και το ευχάριστο κλίμα που ο καθένας από την πλευρά του καλλιέργησε.

Τέλος, θα ήθελα να ευχαριστήσω όλους τους φίλους που με στήριξαν και συνέβαλαν ο καθένας με τον τρόπο του στη ζωή μου τα τελευταία αυτά χρόνια και ιδιαίτερα την οικογένειά μου, για την κατανόηση και απεριόριστη βοήθεια που μου παρείχαν.

## ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

---

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ .....	6
1.1. Γενικά Στοιχεία .....	6
1.2. Φυσιολογία της φωτοσύνθεσης .....	8
1.2.I. Δομή και λειτουργία χλωροπλαστών .....	8
Η φωτεινή φάση της φωτοσύνθεσης .....	9
Σύσταση του PSI .....	12
Σύσταση του PSII .....	12
1.2.II. Φωτοσυνθετική αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων .....	13
Η σκοτεινή φάση της φωτοσύνθεσης .....	17
1.3 Περιβαλλοντικοί παράγοντες που επηρεάζουν την φωτοσύνθεση .....	18
1.3.I. Το διοξείδιο του άνθρακα .....	18
1.3.II. Η θερμοκρασία .....	19
1.3.III. Το οξυγόνο .....	20
1.3.IV. Το νερό .....	20
1.3.V. Θρεπτικά στοιχεία .....	20
1.4. Φασματική σύσταση της ακτινοβολίας .....	21
1.5. Ανατομικά χαρακτηριστικά φύλλων .....	23
1.5.1. Οπτικές ιδιότητες των φύλλων .....	26
1.5.1.I. Οπτικές ιδιότητες των φύλλων που συμβάλλουν στην προστασία από το φως .....	26
1.5.1.II. Οπτικές ιδιότητες των φύλλων που συμβάλλουν στην φωτοσυλλογή .....	27
1.5.2 Ομοβαρή και ετεροβαρή φύλλα .....	28
1.5.3 Ιδιαίτερες συνθήκες φωτισμού .....	29
1.5.3.I. Φωτοσύνθεση υπό έντονες διακυμάνσεις του φωτεινού περιβάλλοντος .....	29
1.5.3.II. Φωτοσύνθεση υπό πλάγιο και διάχυτο φωτισμό .....	30
1.6. Σκοπός εργασίας .....	31
2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ .....	33
2.1. Φυτικό υλικό .....	33
2.2. Ανατομικές παρατηρήσεις .....	33
2.3. Μελέτη της επίδρασης της γωνίας φωτισμού στη φωτοσυνθετική ταχύτητα .....	33
3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ .....	37
3.1. Ανατομικά χαρακτηριστικά και οπτικές ιδιότητες των φύλλων των ειδών που μελετήθηκαν .....	37
3.2. Η επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός στη φωτοσυνθετική ταχύτητα των φύλλων των ειδών που μελετήθηκαν .....	40
4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ .....	45
5. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ .....	49
6. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ .....	51

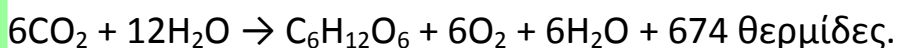


# 1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

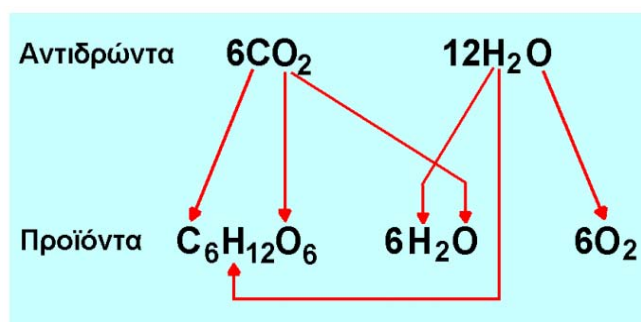
## 1.1. Γενικά Στοιχεία

Η φωτοσύνθεση είναι σημαντικότερη και ιδιαίτερα πολύπλοκη βιολογική διεργασία, μέσω της οποίας οι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί, χρησιμοποιώντας φωτεινή ενέργεια, διοξείδιο του άνθρακα και νερό, παράγουν οργανικές ουσίες όπως η γλυκόζη. Οι οργανισμοί που φωτοσυνθέτουν θεωρούνται αυτότροφοι διότι συνθέτουν οργανικές ενώσεις με υψηλό ενεργειακό περιεχόμενο χρησιμοποιώντας ως πρώτη ύλη αποκλειστικά ανόργανα συστατικά (Αιβαλάκης, κ.α., 2003). Για να είναι δυνατή η παραπάνω διαδικασία απαιτούνται υψηλά ποσά ενέργειας, τα οποία στους αυτότροφους οργανισμούς, παρέχονται από την δέσμευση της ενέργειας του ήλιου (Hall and Rao, 1999). Έτσι, προϋπόθεση για την διεξαγωγή της φωτοσύνθεσης είναι η παρουσία φωτός κατάλληλων μηκών κύματος. Η ακτινοβολία αυτή ονομάζεται φωτοσυνθετικά ενεργός ακτινοβολία (Photosynthetically Active Radiation, PAR) και περιλαμβάνει μήκη κύματος μεταξύ 400 και 700 nm (Taiz and Zeiger, 1998).

Η φωτοσύνθεση είναι μια εξαιρετικά πολύπλοκη διαδικασία η οποία περιλαμβάνει έναν μεγάλο αριθμό σταδίων. Η απλοποιημένη αντίδραση της φωτοσύνθεσης φαίνεται παρακάτω:



Η παραπάνω αντίδραση μπορεί ασφαλώς να απλοποιηθεί από χημικής πλευράς. Από βιοχημικής όμως αυτό δεν είναι ορθό, επειδή η απλοποιημένη αντίδραση θα έδειχνε ότι το ελεύθερο οξυγόνο προέρχεται κατά το ήμισυ από το  $\text{CO}_2$  και το  $\text{H}_2\text{O}$  ενώ στην πραγματικότητα το οξυγόνο προέρχεται αποκλειστικά από την φωτόλυση του  $\text{H}_2\text{O}$  (**Εικόνα 1**).

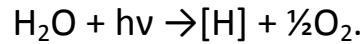


**Εικόνα 1.** Η συμμετοχή των ατόμων των αντιδρώντων μορίων στο σχηματισμό των προϊόντων της φωτοσύνθεσης



Σήμερα εν γένει γίνεται δεκτό ότι ο μηχανισμός της φωτοσύνθεσης είναι ο ακόλουθος:

Κατά το πρώτο στάδιο, αυτό των φωτεινών αντιδράσεων, με την ενέργεια του φωτός που απορροφούν οι χλωροφύλλες, αλλά και άλλες βοηθητικές χρωστικές όπως τα καροτενοειδή, το νερό διασπάται (φωτολύεται) στα στοιχεία του:



Το οξυγόνο απελευθερώνεται στο περιβάλλον, ενώ τα πρωτόνια που απελευθερώνονται φωσφορυλιώνουν το ADP και ανάγουν το NADP. Με τη βοήθεια αυτών των μορίων-φορέων ενέργειας, γίνονται εφικτές οι αναβολικές αντιδράσεις του δεύτερου σταδίου.

Στο δεύτερο στάδιο, το νερό διαλύει και μεταφέρει το διοξείδιο του άνθρακα μέχρι τους χλωροπλάστες των φωτοσυνθετικών κυττάρων των φύλλων. Εκεί, λαμβάνει χώρα μια σειρά αντιδράσεων οι οποίες δεν απαιτούν ηλιακή ενέργεια, λόγος για τον οποίο το δεύτερο στάδιο ονομάζεται στάδιο των σκοτεινών αντιδράσεων. Η βασική ουσία που παράγεται είναι η γλυκόζη, η οποία, εάν προορίζεται να αποθηκευθεί, μετατρέπεται στο πολυμερές της άμυλο. Εναλλακτικά, η γλυκόζη που παράγεται κατά τη φωτοσύνθεση μεταφέρεται σε άλλες θέσεις του φυτού συνήθως υπό τη μορφή του διασκαχαρίτη σακχαρόζης. Είναι ευνόητο ότι οι υδατάνθρακες που παράγονται περιέχουν υψηλότερα ποσά ενέργειας από τα αρχικά ανόργανα υποστρώματα (Lawlor, 2001).

Εκτός από τα ανώτερα πράσινα φυτά, υπάρχουν και κατώτεροι οργανισμοί που είναι ικανοί να φωτοσυνθέτουν, όπως ορισμένα πρῶτιστα, π.χ. η Ευγλήνη η πρασίνη (*Euglena viridis*) και σχεδόν όλα τα φύκη. Επίσης υπάρχουν και ορισμένα βακτήρια, τα οποία είναι ικανά να δεσμεύουν το διοξείδιο του άνθρακα της ατμόσφαιρας και να συνθέτουν οργανικές ουσίες. Παρά τις μεγάλες διαφορές στη σύσταση των φωτοσυνθετικών συμπλόκων και των ενζύμων της φωτοσυνθετικής συσκευής, οι βασικές διεργασίες της φωτοσύνθεσης των βακτηρίων είναι σε μεγάλο βαθμό όμοιες με αυτές των φυτών.

Οι πρώτες παρατηρήσεις του φαινομένου της φωτοσύνθεσης έγιναν από τον Τζόζεφ Πρίστλεϊ, το 1771. Αυτός πρώτος παρατήρησε ότι τα πράσινα φυτά καθάριζαν τον αέρα που είχε μολυνθεί από την αναπνοή των ζώων. Τις παρατηρήσεις του Πρίστλεϊ συνέχισε ο Ολλανδός γιατρός Ινκενχάους. Ο Νικολά ντε Σωσύρ (Nicolas  hodore de Saussure) απέδειξε το 1804 ότι το βάρος του οξυγόνου που έχει αποβληθεί μαζί με το βάρος του φυτού μετά τη φωτοσύνθεση είναι μεγαλύτερο από το βάρος του διοξειδίου του άνθρακα που απορροφήθηκε. Κατά τον 20ό αιώνα το φαινόμενο της φωτοσύνθεσης μελετήθηκε από κάθε πλευρά (βιοχημική, χημική, φυσιολογική κ.λπ.). Το 1941 για πρώτη φορά έγιναν πειράματα με ραδιενεργά ισότοπα και διερευνήθηκε η πολυπλοκότητα των σταδίων και αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης.

## 1.2. Φυσιολογία της φωτοσύνθεσης

Η φωτοσύνθεση μπορεί να προσεγγιστεί χρησιμοποιώντας βιοφυσικούς βιοχημικούς και γενετικούς τρόπους και τεχνικές για να αποκαλυφθεί ο δομικός και λειτουργικός ρόλος των διαφόρων συστατικών της φωτοσυνθετικής συσκευής. Όταν το φως εισχωρεί στα διάφορα στρώματα του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος, η ποιότητά του τροποποιείται αναλόγως της δομής και της σύστασης κάθε στρώματος. Τα φωτοσυνθετικά σύμπλοκα δεν είναι παθητικοί υποδοχείς των φωτονίων της ηλιακής ακτινοβολίας αλλά περιλαμβάνουν μηχανισμούς που επηρεάζουν την απορρόφηση του φωτός.

Ο κύριος όγκος της φωτοσυνθετικής λειτουργίας στα ανώτερα φυτά διεξάγεται στα φύλλα και συγκεκριμένα σε κύτταρα τα οποία διαθέτουν χλωροπλάστες, εξειδικευμένα προς το σκοπό αυτό κυτταρικά οργανίδια (Αιβαλάκης κ.α., 2003).

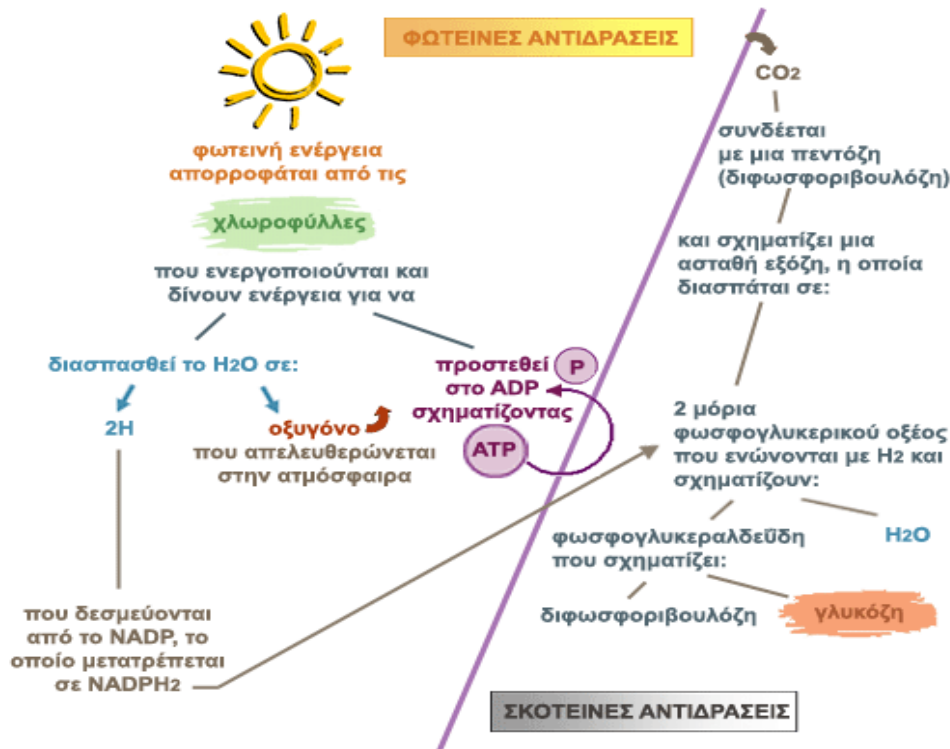
### 1.2.1. Δομή και λειτουργία χλωροπλαστών

Στο κοινό οπτικό μικροσκόπιο οι χλωροπλάστες εμφανίζουν έντονο πράσινο χρώμα, λόγω της παρουσίας χλωροφυλλών και καροτενοειδών. Η διάμετρός τους κυμαίνεται συνήθως μεταξύ 3 και 10  $\mu\text{m}$ . Κάθε τυπικό φωτοσυνθετικό κύτταρο του μεσοφύλλου περιέχει συνήθως 20–60 χλωροπλάστες (Αιβαλάκης, κ.α., 2003). Τα οργανίδια αυτά περιβάλλονται από διπλή εξωτερική μεμβράνη, τον φάκελο. Οι μεμβράνες του φακέλου αποτελούνται από γαλακτολιπίδια και περιέχουν καροτενοειδή, αλλά όχι χλωροφύλλες (Δροσόπουλος, 1998, Lawlor, 2001). Η εξέταση των χλωροπλαστών στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο αποκαλύπτει ότι πρόκειται για ωοειδή έως φακοειδή οργανίδια. Η περισσότερο ομοιογενής περιοχή του εσωτερικού του χλωροπλάστη ονομάζεται στρώμα. Το στρώμα περιέχει τα ένζυμα για τη φωτοσυνθετική αφομοίωση του  $\text{CO}_2$ . Στο στρώμα εντοπίζονται επίσης θυλακοειδείς κατασκευές οι οποίες σχηματίζονται από τις αναδιπλώσεις της εσωτερικής μεμβράνης του χλωροπλάστη. Τα θυλακοειδή είναι είτε μεμονωμένα είτε διευθετούνται σε ομάδες (σωρούς). Τα μεμονωμένα θυλακοειδή ονομάζονται θυλακοειδή του στρώματος ενώ οι σωροί τους ονομάζονται grana, στήλες από δίσκους με διπλές μεμβράνες. Στις μεμβράνες των θυλακοειδών εντοπίζονται οι φωτοσυλλεκτικές αντέννες και τα λειτουργικά σύνολα που είναι υπεύθυνα για τη μετατροπή της ενέργειας της ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας σε χημική ενέργεια τα οποία ονομάζονται φωτοσυστήματα. Οι φωτοσυλλεκτικές αντέννες και τα φωτοσυστήματα είναι μεγαλομοριακά σύμπλοκα πρωτεϊνών και χρωστικών (χλωροφύλλες και καροτενοειδή). Κάθε μοναδιαίο στοιχείο των grana καλείται granum, ενώ μεταξύ των δυο μεμβρανών κάθε θυλακοειδούς υπάρχει μια κοιλότητα που ονομάζεται μικρόχωρος (lumen) και περιέχει νερό και διαλυμένα άλατα που διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο στη φωτοσύνθεση κι ιδιαίτερα στη σύνθεση του ATP (Δροσόπουλος, 1998, Hall and Rao, 1999).

Η φωτοσύνθεση γίνεται στους χλωροπλάστες και χωρίζεται σε δύο φάσεις (**Εικόνα 2**): α) **στις φωτεινές αντιδράσεις** και β) **στις σκοτεινές αντιδράσεις**. Οι φωτεινές αντιδράσεις



περιλαμβάνουν την απορρόφηση φωτός, την μεταφορά της ενέργειας στα κέντρα αντίδρασης και τις αντιδράσεις μεταφοράς ηλεκτρονίων και πρωτονίων οι οποίες οδηγούν στην παραγωγή NADPH και ATP. Από τα προϊόντα που παράγονται κατά τη φωτεινή φάση, το ATP και τα ανηγμένα παράγωγα μεταφέρονται από τα θυλακοειδή στο στρώμα του χλωροπλάστη, για να χρησιμοποιηθούν κατά την επόμενη φάση της φωτοσύνθεσης. Οι σκοτεινές αντιδράσεις, περιλαμβάνουν την αναγωγή του CO<sub>2</sub> και την σύνθεση υδατανθράκων, χρησιμοποιώντας το NADPH και το ATP που παράγονται κατά τις φωτεινές αντιδράσεις (Γαλάτης κ.α., 2003).

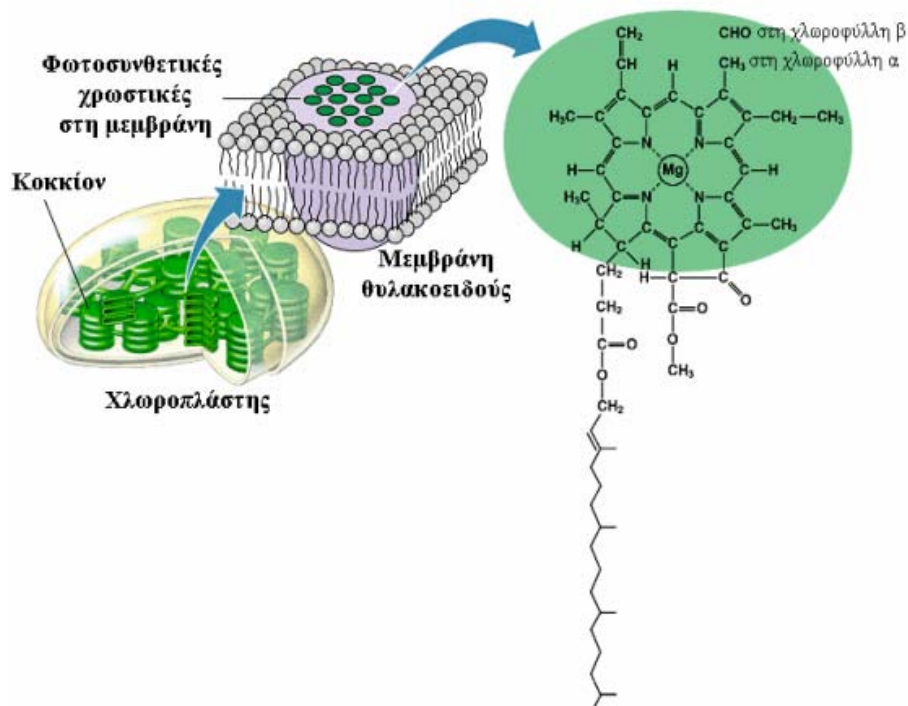


**Εικόνα 2.** Τα κυριότερα αποτελέσματα της φωτεινής φάσης είναι η μετατροπή της φωτεινής ενέργειας σε χημική ενέργεια, με φωσφορυλίωση της ADP και μετατροπή της σε ATP, η αναγωγή του NADP+ (φωσφορο-νικοτιναμιδο-αδένινο-δινουκλεοτίδιο) σε NADPH και η φωτόλυση του νερού.

### Η φωτεινή φάση της φωτοσύνθεσης

Η φωτεινή φάση της φωτοσύνθεσης επιτελείται στα θυλακοειδή των χλωροπλάστων διότι εκεί εντοπίζονται οι διάφορες χρωστικές που μαζί με έναν μεγάλο αριθμό πρωτεϊνών σχηματίζουν τα φωτοσυστήματα I και II που είναι απαραίτητα για τη δέσμευση και μετατροπή της φωτεινής ενέργειας. Οι χρωστικές που εμπλέκονται στη φωτοσύνθεση και τις συναντούμε στα φύλλα και σε άλλα μέρη των οργανισμών που φωτοσυνθέτουν ονομάζονται φωτοσυνθετικές χρωστικές. Από αυτές οι πιο σημαντικές είναι οι χλωροφύλλες. Οι χλωροφύλλες είναι διαδεδομένες σε όλα τα φυτά, στα πρώτιστα, στα κυανοφύκη και σε αρκετά βακτήρια (συγκεκριμένα οι βακτηριοχλωροφύλλες).

Στους χλωροπλάστες των ανώτερων φυτών απαντώνται δύο είδη χλωροφυλλών (**Εικόνα 3**), η χλωροφύλλη a και η χλωροφύλλη b, οι οποίες διαφέρουν μεταξύ τους ως προς τον



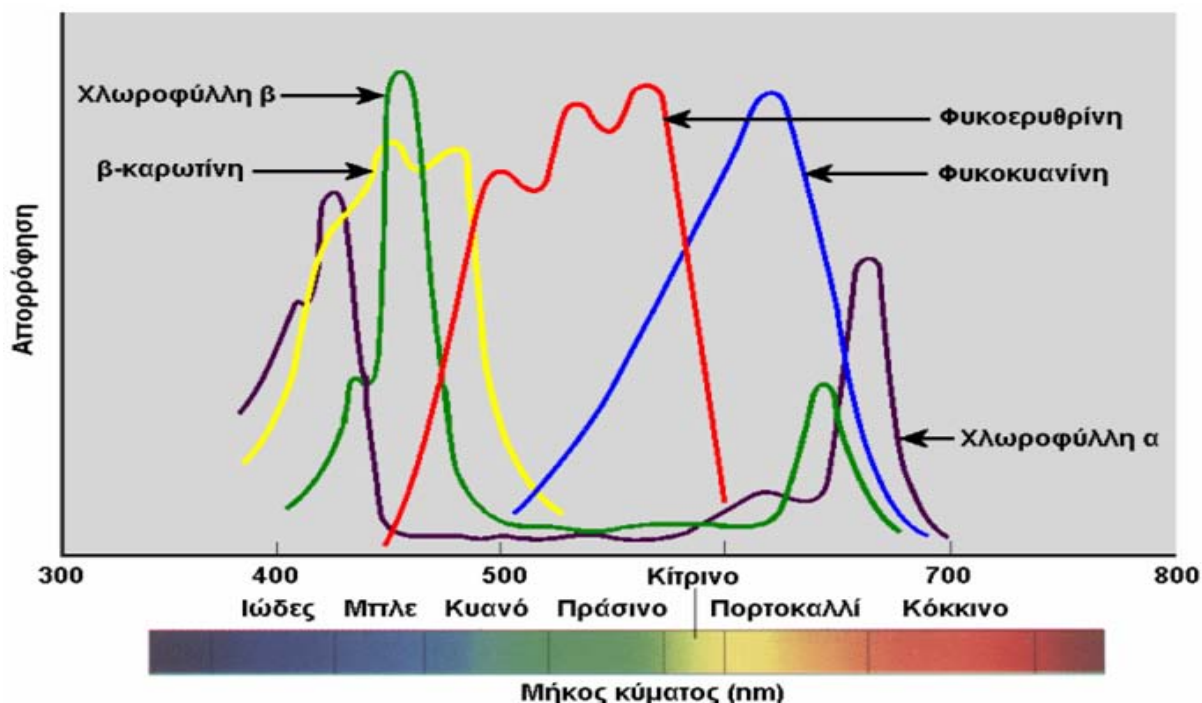
**Εικόνα 3.** Μόρια χρωστικής στη μεμβράνη των θυλακοειδών.

υποκαταστάτη του πυρολικού δακτυλίου II (Αιβαλάκις, κ.α., 2003). Το φάσμα απορρόφησης των δύο χλωροφυλλών παρουσιάζουν μικρές διαφορές μεταξύ τους και έχουν μέγιστα στην μπλε και κόκκινη περιοχή του ορατού φάσματος (Αιβαλάκις κ.α., 2005).

Εκτός όμως από τις χλωροφύλλες, τα φυτά χρησιμοποιούν και άλλες χρωστικές οι οποίες απορροφούν φωτόνια σε διαφορετικά μήκη κύματος. Με τον τρόπο αυτό γίνεται καλύτερη αξιοποίηση της ηλιακής ενέργειας. Οι χρωστικές αυτές ονομάζονται βοηθητικές φωτοσυνθετικές χρωστικές. Ανάμεσα στις βοηθητικές χρωστικές είναι η χλωροφύλλη b και τα καροτενοειδή των φωτοσυλλεκτικών συμπλόκων που απορροφούν φωτόνια από το μπλε έως το γαλαζοπράσινο και φαίνονται κίτρινα έως πορτοκαλί. Τα καροτενοειδή χαρακτηρίζονται δομικά ως τετρατερπένια και το μόριό τους αποτελείται από μια ευθύγραμμη ακόρεστη αλυσίδα με εναλλαγή διπλών και απλών δεσμών. Η ομάδα των καροτενοειδών περιλαμβάνει λιπόφιλα μόρια χρωστικών, τα οποία είναι ευρέως κατανομημένα στην φύση και εμφανίζονται σε όλους τους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς. Εκτός της συμμετοχής τους στις φωτοσυλλεκτικές αντέννες, προστατεύουν την φωτοσυνθετική συσκευή από οξειδωτικές βλάβες υπό συνθήκες υψηλών εντάσεων ακτινοβολίας (Siefermann-Harms, 1985; Bartley and Scolnik 1995). Οι ξανθοφύλλες είναι βοηθητικές χρωστικές, οξυγονωμένα παράγωγα των καροτενοειδών, οι οποίες έχουν ιδιαίτερο φωτοπροστατευτικό ρόλο (Demmig-Adams and Adams, 1996).

Οι βοηθητικές φωτοσυνθετικές χρωστικές δεν συμμετέχουν άμεσα στο διαχωρισμό φορτίου αλλά απορροφούν φωτόνια, διεγείρονται και μεταφέρουν τη διέγερση προς το κέντρο αντίδρασης των δύο φωτοσυστημάτων. Η κατάλληλη διεύθυνση στο χώρο, σε συνδυασμό με

τα ιδιαίτερα ενεργειακά χαρακτηριστικά κάθε επί μέρους μορίου το οποίο συμμετέχει στο φωτοσυνθετικό μηχανισμό καθιστά την απορρόφηση φωτονίων και τη διέγερση των κέντρων αντίδρασης εξαιρετικά αποτελεσματική καθώς η ενέργεια διέγερσης μεταφέρεται στη χλωροφύλλη του κέντρου αντίδρασης (Lawlor, 2001).



**Εικόνα 4.** Οι διάφορες χρωστικές απορροφούν ακτινοβολίες σε διαφορετικά μήκη κύματος.

Η μετάδοση της ενέργειας διέγερσης γίνεται μεταξύ γειτονικών μορίων χρωστικών και οδεύει από τις χρωστικές που απορροφούν σε μικρότερα μήκη κύματος προς εκείνες που απορροφούν σε μεγαλύτερα μήκη κύματος (κατά σειρά από τα καροτενοειδή στη χλωροφύλλη β, στη χλωροφύλλη α και τελικά στο κέντρο αντίδρασης, Junge, 1977; Kumar & Singh, 1979) (**Εικόνα 4**). Επιπλέον, μέσω της συμμετοχής των μορίων των χρωστικών στη φωτοσυνθετική αντένα αυξάνεται η ενεργός επιφάνεια και δίδεται η δυνατότητα απορρόφησης φωτονίων από μια ευρύτερη φασματική περιοχή (Αιβαλάκης, κ.α., 2003).

Για την ολοκλήρωση των φωτεινών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης λειτουργούν και συνεργάζονται μεταξύ τους δύο φωτοσυστήματα, κατά σειρά το φωτοσύστημα II (PS II) και το φωτοσύστημα I (PS I) (Lawlor, 2001). Πρόκειται για μεγαλομοριακά σύμπλοκα πρωτεϊνών με κύριες και βοηθητικές χρωστικές τα όποια εντοπίζονται στις μεμβράνες των θυλακοειδών και λειτουργούν σε σειρά με το PSII να προηγείται του PSI στην φωτοχημική αλυσίδα ροής ηλεκτρονίων. Κάθε φωτοσύστημα διαθέτει ένα φωτοχημικό κέντρο αντίδρασης, δηλαδή ένα διαμεμβρανικό σύμπλοκο πρωτεϊνών στο οποίο εδράζεται ένα μόριο χλωροφύλλης α ειδικής μορφής και στο οποίο λαμβάνει χώρα το πρωταρχικό συμβάν στη μετατροπή της φωτεινής ενέργειας σε χημική, ο διαχωρισμός φορτίου. Κατά τον διαχωρισμό φορτίου, η χλωροφύλλη α

του κέντρου αντίδρασης οξειδώνεται μεταφέροντας ένα ηλεκτρόνιο στο ζεύγος κιννονών A και B (**Εικόνα 6**). Τα κέντρα αντίδρασης των PSII και PSI ονομάζονται P680 και P700 αντίστοιχα, από τα μέγιστα απορρόφησης τα οποία παρουσιάζουν.

### **Σύσταση του PSI**

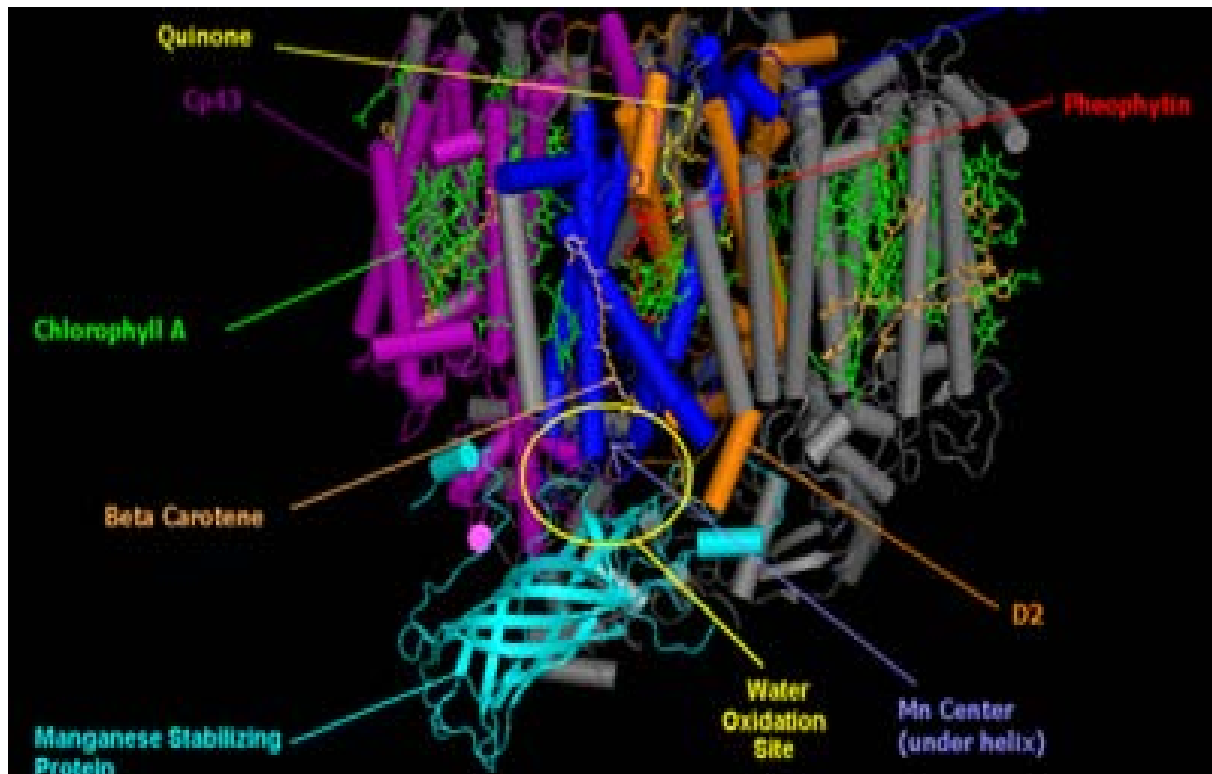
Το φωτοσύστημα I περιέχει περίπου το 38% της ολικής χλωροφύλλης. Ο πυρήνας του φωτοσυστήματος I περιέχει β-καροτένιο χλωροφύλλη a και ίσως μικρές ποσότητες α-καροτενίου (Pessarakli, 1997). Ο φωτοσυλλεκτικός μηχανισμός περιέχει περίπου 80 με 120 μόρια χλωροφυλλών. Το φωτοσύστημα I έχει μια αναλογία χλωροφύλλης a/b περίπου ίση με 6 ενώ στο φωτοσύστημα II η αναλογία αυτή είναι περίπου τρεις φορές μικρότερη (Pessarakli, 1997). Στις αντέννες φωτοσυλλογής τόσο του φωτοσυστήματος I όσο και του φωτοσυστήματος II, σχεδόν απουσιάζουν τα καροτένια ενώ εδράζονται ως επί το πλείστον μόρια ξανθοφυλλών όπως η λουτεΐνη, η νεοξανθίνη και η βιολαξανθίνη. Το φωτοσύστημα I και η συνθετάση ATP εντοπίζονται σχεδόν αποκλειστικά στα θυλακοειδή του στρώματος και στις ελεύθερες περιοχές των θυλακοειδών των grana.

### **Σύσταση του PSII**

Το φωτοσύστημα II αφθονεί στις περιοχές αλληλοεπαφής των grana ενώ σπανίζει στις ελεύθερες περιοχές. Συνεπώς στις περιοχές όπου τα grana είναι αραιά παρατηρείται αυξημένη παραγωγή NADPH και ATP και μικρή απελευθέρωση οξυγόνου. Η σχέση μη αθροισμένων θυλακοειδών (θυλακοειδών του στρώματος) προς grana μπορεί να μεταβάλλεται και να επηρεάζει την αναλογία των δύο φωτοσυστημάτων και επομένως και την αναλογία των παραγόμενων NADPH και ATP ανάλογα με τις ανάγκες του κυττάρου (Ελευθερίου, 2007). Το φωτοσύστημα II περιέχει περίπου το 60% της ολικής χλωροφύλλης του φύλλου (Ghirardi et al, 1986; Hall & Rao, 1999). Όπως και το φωτοσύστημα I, το κέντρο αντίδρασης του φωτοσυστήματος II περιέχει μόνο β-καροτένιο ενώ περιέχει επίσης φαιοφυτίνη και χλωροφύλλη a. Από τα 250 μόρια χλωροφυλλών που αντιστοιχούν σε κάθε P680 του φωτοσυστήματος II, το 50-80% βρίσκεται στην αντέννα φωτοσυλλογής (Γαλάτης κ.α. 2003; Ghirardi et al, 1986; Hall & Rao, 1999). Η αντέννα του φωτοσυστήματος II είναι η κύρια αντέννα των χλωροπλαστών και περιέχει σχεδόν όλη την χλωροφύλλη b (Gregory, 1989; Genge et al, 1974; Alberte & Thornber, 1974; Brown et al, 1975; Boardman et al, 1978).

Συνήθως το σύμπλοκο του φωτοσυστήματος II (**Εικόνα 5**) υπερέχει αριθμητικά του φωτοσυστήματος I με λόγο 60 προς 40 αν και η αναλογία αυτή μπορεί να αλλάξει κάτω από διαφορετικά φωτεινά καθεστώτα (Peter & Thornber, 1991; Vainstein et al, 1989). Σε σκιαζόμενα φύλλα υπάρχει μεγαλύτερη αναλογία φωτοσυστήματος II / φωτοσύστημα I η οποία συνήθως αντικατοπτρίζεται στην παρουσία περισσότερων grana και στην μεγαλύτερη αναλογία περιοχών αλληλοεπαφής / ελεύθερες περιοχές των θυλακοειδών. Η τροποποίηση αυτή οφείλεται στην ανάγκη αυξημένης απορρόφησης φωτονίων από το σύμπλοκο

φωτοσυνθετικής του φωτοσυστήματος II στα σκιαζόμενα περιβάλλοντα η οποία εξασφαλίζεται συνήθως με την αύξηση του μεγέθους των αντεννών φωτοσυνθετικής (Ridge, 2005; Bjorkmann & Holmgren 1963; Lichtenthaler et al, 1982; Leong & Anderson, 1983).



**Εικόνα 5.** Μοριακή δομή του φωτοσυστήματος II.

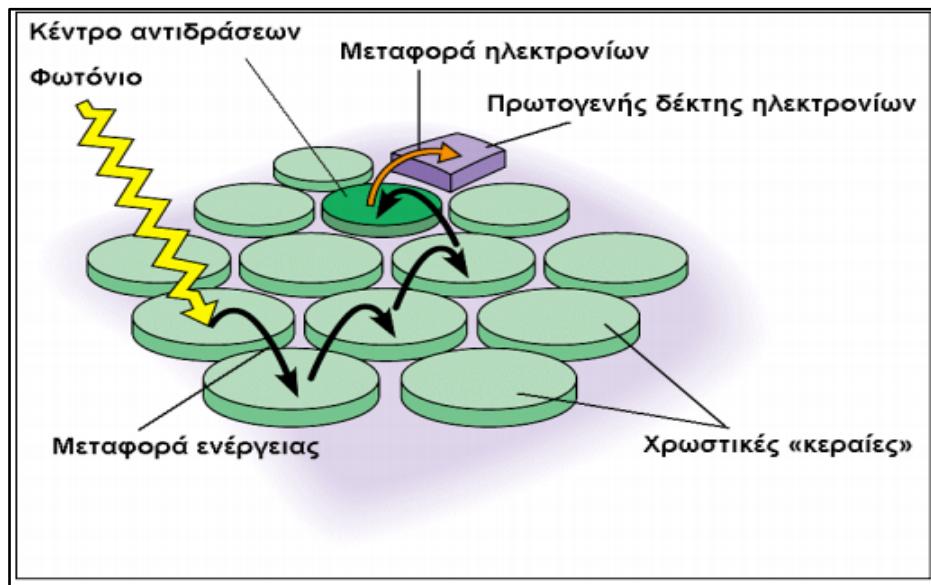
### **1.2.II. Φωτοσυνθετική αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων**

Η φωτοσύνθεση ξεκινά με δέσμευση της φωτεινής ενέργειας στα κέντρα αντιδράσεων των φωτοσυστημάτων. Ένα φωτόνιο απορροφάται από τις διάφορες χρωστικές του φωτοσυνθετικού συμπλόκου και μεταβιβάζεται στο κέντρο αντίδρασης κάθε φωτοσυστήματος. Κατά τη μεταφορά της διέγερσης ένα ποσοστό της ενέργειας (περίπου 10%) χάνεται με τη μορφή θερμικών απωλειών (Αιβαλάκης, κ.α., 2003). Η διέγερση του P680 προκαλεί διαχωρισμό φορτίου κατά τον οποίο η χλωροφύλλη οξειδώνεται ενώ ένα ηλεκτρόνιο μεταφέρεται στην κιννόνη A.

Τα ηλεκτρόνια μπορούν να ακολουθήσουν μια από τις εξής δύο εναλλακτικές πορείες:

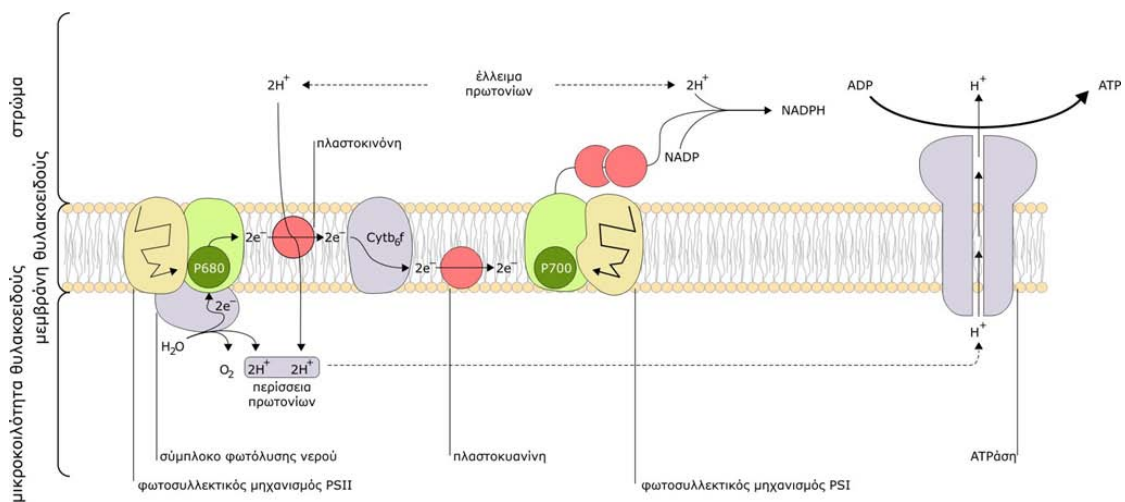
α. επιστρέφουν εκεί από όπου έφυγαν (στη χλωροφύλλη), δηλαδή σχηματίζουν ένα κύκλο και η διαδικασία αυτή λέγεται **κυκλική φωτοφωσφορυλίωση**.

β. πραγματοποιούν μια πορεία που δεν είναι κυκλική, γιατί δεν επιστρέφουν εκεί απ' όπου έφυγαν και η διαδικασία αυτή λέγεται **μη κυκλική φωτοφωσφορυλίωση**.



**Εικόνα 6.** Δομή και λειτουργία της φωτοσυλλεκτικής αντένας.

Κατά τη διαδικασία της **μη κυκλικής φωτοφωσφορυλίωσης**, η χλωροφύλλη του P680 του φωτοσυστήματος II απορροφά ένα φωτόνιο, διεγείρεται και αποβάλλει ένα ηλεκτρόνιο. Το ηλεκτρόνιο παραλαμβάνεται από τον πρωτογενή δέκτη και μεταβιβάζεται στη συνέχεια στους διάφορους μεταφορείς ηλεκτρονίων, που βρίσκονται σε οξειδωμένη κατάσταση (**Εικόνα 7**). Για να επανέλθει στη θεμελιώδη κατάσταση, το P680 αποσπά ηλεκτρόνια από το νερό. Η οξειδωμένη μορφή του P680 αποτελεί ισχυρότατο οξειδωτικό μέσο. Με την απόσπαση ηλεκτρονίων από το νερό, το κέντρο αντίδρασης του φωτοσυστήματος II επανέρχεται στη θεμελιώδη κατάσταση και παράγεται μοριακό οξυγόνο ενώ τέσσερα πρωτόνια



**Εικόνα 7.** Τα κύρια συστατικά της φωτοσυνθετικής συσκευής για τη διεξαγωγή των φωτεινών αντιδράσεων. Διακρίνονται τα δύο φωτοσυστήματα (PS II και PS I), τα αντίστοιχα κέντρα αντίδρασης (P680 και P700), το ζεύγος των κιννονών A και B ( $Q_A$  και  $Q_B$ ), το κυτοχρωμικό σύμπλοκο  $b_6f$ , η πλαστοκυανίνη (PC) και ο παράγοντας σύζευξης (δεξιά) μέσω του οποίου πραγματοποιείται η φωσφορυλίωση του ADP. Στην εικόνα σημειώνεται η ροή πρωτονίων (συνεχής γραμμή) και ηλεκτρονίων (διακεκομμένη γραμμή) καθώς και η αναγωγή του  $NADP^+$  και η φωσφορυλίωση του ADP.

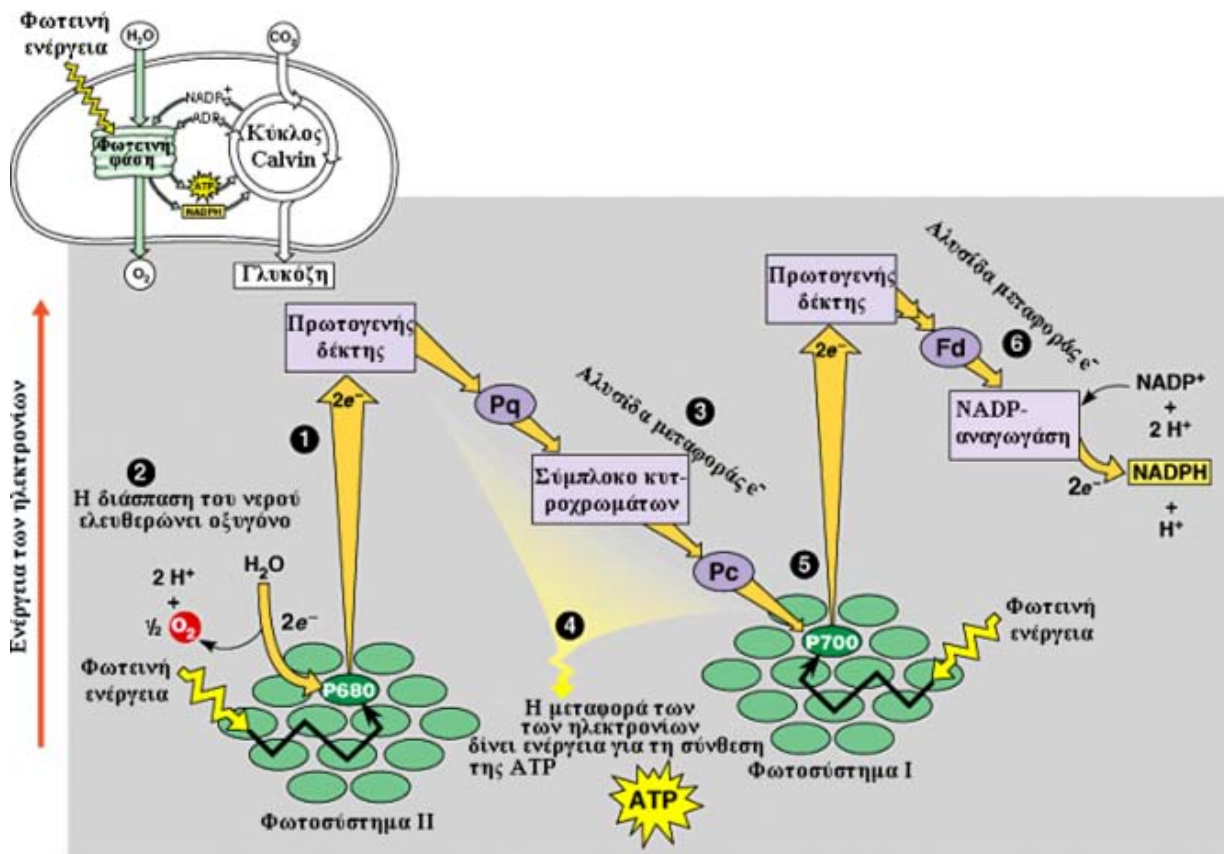


απελευθερώνονται στον ενδοθυλακοειδή χώρο. Τα πρωτόνια παραμένουν στο εσωτερικό του θυλακοειδούς και ορισμένα προσλαμβάνονται από το  $\text{NADP}^+$  κατά την οξειδωσή του προς  $\text{NADPH}$ . Το P680 αντικαθιστά τα ηλεκτρόνια που χάνει μέσω της πρωτεΐνης D1. Έτσι, η P680 επανέρχεται στη θεμελιώδη κατάσταση. Το οξυγόνο, που παράγεται κατά τη φωτόλυση του νερού, αποβάλλεται από το φύλλα του φυτού στην ατμόσφαιρα. Η διάσπαση του νερού εξαρτάται από τη φωτεινή ενέργεια, γι αυτό και η διαδικασία διάσπασης του νερού ονομάζεται φωτόλυση.

Μεταξύ των δύο φωτοσυστημάτων σχηματίζεται έτσι μια αλυσίδα από οξειδοαναγωγικούς παράγοντες που μεταφέρουν ηλεκτρόνια, η οποία ονομάζεται οξειδοαναγωγική αλυσίδα ή αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων (**Εικόνα 7**). Ο σημαντικότερος ενδιάμεσος φορέας είναι το σύμπλοκο των κυτοχρωμάτων. Κάθε ηλεκτρόνιο διαμέσου της πλαστοκυανίνης (PC) καταλήγει στη χλωροφύλλη του φωτοσυστήματος I. Έτσι, η χλωροφύλλη του φωτοσυστήματος I, η οποία έχει ήδη απορροφήσει ένα φωτόνιο και έχει οξειδωθεί μεταφέροντας το στη φερρεδοξίνη, συνενζυμικό παράγοντα της αναγωγής του  $\text{NADP}^+$ , επανέρχεται στη θεμελιώδη κατάσταση. Στο τελευταίο στάδιο της μη κυκλικής φωτοφωσφορυλίωσης το  $\text{NADP}^+$  λαμβάνει δύο ηλεκτρόνια από τους μεταφορείς ηλεκτρονίων του φωτοσυστήματος I και δύο πρωτόνια προερχόμενα από τη διάσπαση του νερού και ανάγεται σε  $\text{NADPH}$ .

Κάθε φορά που γίνεται η μεταβίβαση του ηλεκτρονίου από τον ένα μεταφορέα στον άλλο, αποβάλλεται και ένα μέρος της ενέργειάς του. Με την ενέργεια που δίδεται από τη διέγερση του P680 και του P700 πραγματοποιείται η αναγωγή του  $\text{NADP}^+$  ενώ ταυτόχρονα συσσωρεύονται πρωτόνια στον ενδοθυλακοειδή χώρο. Η συσσώρευση αυτή προκαλεί διάφορα στην συγκέντρωση των πρωτονίων (pH) μεταξύ της εσωτερικής κοιλότητας των θυλακοειδών και του στρώματος η χώρο η χημειοσμωτική δράση της οποίας οδηγεί στη φωσφορυλίωση του ADP προς ATP. Το ATP και το  $\text{NADPH}$  που παράγονται, απελευθερώνονται στην περιοχή του στρώματος ώστε να χρησιμοποιηθούν για τη σύνθεση υδατανθράκων κατά τις σκοτεινές αντιδράσεις (Αιβαλάκης κ.α. 2005).

Ο λειτουργικός ρόλος της μεγάλης απόστασης ανάμεσα στα δυο φωτοσυστήματα δεν έχει αποσαφηνιστεί εντελώς. Μια πιθανή εξήγηση είναι ότι εξυπηρετεί τη ρύθμιση και την εξισορρόπηση της εισροής της φωτεινής ενέργειας ώστε κάθε φωτοσύστημα να δέχεται τον ίδιο αριθμό φωτονίων κατά την μη κυκλική ροή ηλεκτρονίων. Σε περίπτωση που η εισροή ενέργειας δεν είναι εξισορροπημένη τίθεται κίνδυνος μη ορθής λειτουργίας και τελικά καταπόνησης της φωτοσυνθετικής συσκευής. Μια άλλη εξήγηση είναι ότι ο διαχωρισμός διευκολύνει την κυκλική ροή ηλεκτρονίων κατά την διάρκεια της οποίας παράγεται ATP (Μανέτας, 2005).



**Εικόνα 8.** Μη κυκλική φωτοφωσφορυλίωση (πορεία δυο ηλεκτρονίων από την διάσπαση ενός μορίου νερού).

Στην **κυκλική φωτοφωσφορυλίωση** (**Εικόνα 8**) χρησιμοποιείται ένα μόνο φωτοσύστημα, το φωτοσύστημα I. Το φωτοσύστημα I διαθέτει το κέντρο αντίδρασης P700 και ενεργοποιείται με ακτινοβολία μικρότερης ενέργειας συγκριτικά με αυτή του φωτοσυστήματος II. Η κυκλική φωτοφωσφορυλίωση γίνεται παράλληλα με τη μη κυκλική. Η χλωροφύλλη *a* του P700 του φωτοσυστήματος I προσλαμβάνει φωτόνια και οξειδώνεται αποβάλλοντας ηλεκτρόνια. Τα ηλεκτρόνια που ελευθερώνονται, μεταφέρονται από τα κυτοχρώματα της οξειδοαναγωγικής αλυσίδας και επιστρέφουν πίσω στο κέντρο αντίδρασης του φωτοσυστήματος I επαναφέροντάς το στη θεμελιώδη κατάσταση. Η παραπάνω διαδικασία είναι μια βασική διαφορά της κυκλικής από τη μη κυκλική φωτοφωσφορυλίωση. Κατά τη μεταφορά των ηλεκτρονίων ελευθερώνεται ενέργεια η οποία χρησιμοποιείται και πάλι, για τη μεταφορά πρωτονίων από το στρώμα στο εσωτερικό του θυλακοειδούς μέσω αντλιών πρωτονίων. Τα πρωτόνια επιστρέφουν στο στρώμα μέσω της ATP-συνθετάσης (ή παράγοντα σύζευξης) και κατά τη δίοδο τους ελευθερώνεται ενέργεια που προκαλεί φωσφορυλίωση του ADP προς ATP.

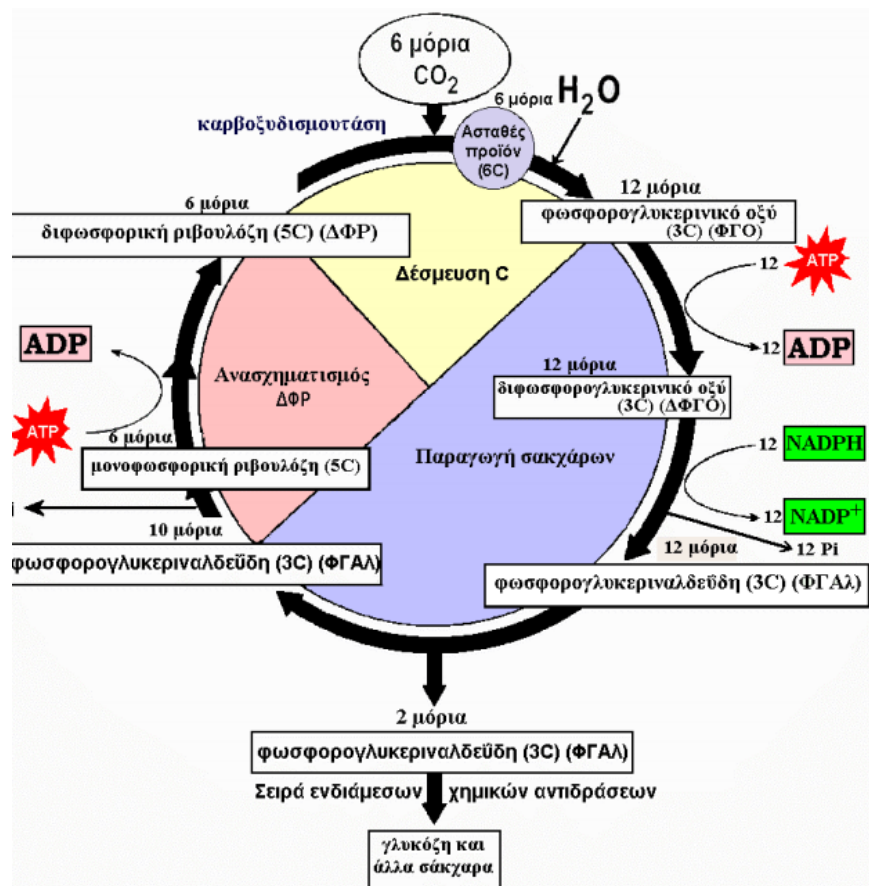
Μια άλλη διαφορά είναι ότι κατά την κυκλική φωτοφωσφορυλίωση δεν ελευθερώνεται  $O_2$  και δεν παράγεται NADPH, αλλά η διαδικασία αυτή γίνεται για να παραχθούν επιπρόσθετες ποσότητες ATP που θα χρησιμοποιηθούν στον κύκλο του Calvin, δεδομένου ότι ο κύκλος

χρησιμοποιεί εντονότερα το ATP παρά το NADPH. Ουσιαστικά, η κυκλική φωτοφωσφορυλίωση ενεργοποιείται όταν αυξηθεί η συγκέντρωση NADPH και ταυτόχρονα σημειωθεί έλλειψη ATP.

### Η σκοτεινή φάση της φωτοσύνθεσης

Η σκοτεινή φάση της φωτοσύνθεσης γίνεται στο στρώμα του χλωροπλάστη. Κατά τη φάση αυτή το φυτό προσλαμβάνει διοξείδιο του άνθρακα από τον αέρα και χρησιμοποιώντας τα ATP και NADPH που παράγονται στα θυλακοειδή κατά τη φωτεινή φάση και με τη βοήθεια ενζύμων, συνθέτει τριόζες από τις οποίες στη συνέχεια συντίθενται εξόζες, ολιγοσακχαρίτες προς μετακίνηση σε μεγάλες αποστάσεις και άμυλο προς αποθήκευση. Το φως δεν είναι απαραίτητο για τη διεξαγωγή της σκοτεινής φάσης της φωτοσύνθεσης. Ωστόσο, απαιτείται έμμεσα τόσο διότι γίνεται χρήση των παραγώγων των φωτεινών αντιδράσεων, όσο και διότι τα ένζυμα των σκοτεινών αντιδράσεων είναι φωτοεπαγόμενα. Η σκοτεινή φάση, σε αντίθεση με τη φωτεινή φάση, επηρεάζεται ιδιαίτερα από τη θερμοκρασία. Έως σήμερα είναι γνωστές τρεις κύριες βιοχημικές παραλλαγές του φωτοσυνθετικού μεταβολισμού του άνθρακα (Hall and Rao, 1999).

α. Η C<sub>3</sub> φωτοσύνθεση της οποίας η ονομασία υποδηλώνει ότι το πρώτο προϊόν της δέσμευσης του CO<sub>2</sub> είναι μία ένωση με τρία άτομα άνθρακα (το 3-φωσφογλυκερικό οξύ, 3PGA).



**Εικόνα 9.** Τα στάδια των σκοτεινών αντιδράσεων αναγωγής του CO<sub>2</sub> γνωστά και ως κύκλος του Calvin. Στην εικόνα υπονοείται η πραγματοποίηση έξι επαναλήψεων του κύκλου για την τελική παραγωγή μιας εξόζης.

β. Η  $C_4$  φωτοσύνθεση στην οποία το πρώτο προϊόν της δέσμευσης του  $CO_2$  είναι μία ένωση με τέσσερα άτομα άνθρακα (το μηλικό ή το ασπαρτικό οξύ). Μετά την αρχική δέσμευσή του, το  $CO_2$  εισέρχεται στον κύκλο του Calvin μέσω αποκαρβοξυλίωσης.

γ. Ο μεταβολισμός οξέων τύπου Crassulaceae (CAM) η ονομασία του οποίου οφείλεται στο γεγονός ότι ο τρόπος αυτός δέσμευσης παρατηρήθηκε αρχικά σε παχύφυτα, μέλη της οικογένειας Crassulaceae (Αιβαλάκης, κ.α., 2003).

Στη  $C_3$  φωτοσυνθετική οδό το  $CO_2$  δεσμεύεται και στη συνέχεια ανάγεται έως το επίπεδο των υδατανθράκων απευθείας μέσω των αντιδράσεων οι οποίες είναι γνωστές ως αναγωγικός κύκλος των φωσφοροπεντοζών (RPPC) ή κύκλος του Calvin.

Ο κύκλος αυτός λειτουργεί σε όλους τους φωτοσυνθετικούς ευκαρυωτικούς οργανισμούς καθώς και σε ορισμένους προκαρυωτικούς. Η όλη πορεία περιλαμβάνει επί μέρους αντιδράσεις οι οποίες καταλύονται από υδατοδιαλυτά ένζυμα που εντοπίζονται στο στρώμα των χλωροπλαστών (Αιβαλάκης, κ.α., 2003). Ο κύκλος Calvin δεν περιλαμβάνει φωτοχημικές αντιδράσεις, ωστόσο η λειτουργία του εξαρτάται άμεσα από τον εφοδιασμό σε ATP και NADPH (τα προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων) καθώς και σε  $CO_2$ . Ο κύκλος περιλαμβάνει τρία επί μέρους στάδια: καρβοξυλίωση, αναγωγή και αναγέννηση του δέκτη του  $CO_2$ .

Στο αρχικό και καθοριστικό στάδιο του κύκλου το  $CO_2$  ενσωματώνεται με τη μορφή μιας καρβοξυλομάδας στο μόριο-δέκτη, την 1,5-διφωσφορική ριβουλόζη και παράγονται, ως το πρώτο προϊόν, δύο μόρια 3PGA. Την αντίδραση καταλύει το ένζυμο καρβοξυλάση-οξυγενάση της 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης (RubisCO).

Στο δεύτερο στάδιο το 3PGA ανάγεται προς φωσφορικές τριόζες (3-φωσφορική γλυκεριναλδεύδη ή φωσφορική διϋδροξυακετόνη) με κατανάλωση ATP και NADPH. Με την ολοκλήρωση του σταδίου αυτού το  $CO_2$  έχει πλέον αναχθεί στο επίπεδο των υδατανθράκων με καθαρό κέρδος μια υδατανθρακική μονάδα, ενώ για κάθε έξι περιστροφές του κύκλου το καθαρό κέρδος είναι ένα μόριο εξόζης.

Στο τρίτο στάδιο επιτελούνται μια σειρά από αντιδράσεις, οι οποίες είναι απαραίτητες για την αναγέννηση του μορίου-δέκτη. Στο στάδιο αυτό καταναλώνεται ενέργεια με τη μορφή ATP. Με τη συμπλήρωση και του τρίτου σταδίου ο κύκλος Calvin έχει ολοκληρωθεί και η 1,5-διφωσφορική ριβουλόζη είναι διαθέσιμη εκ νέου ως υπόστρωμα της RubisCO (Taiz and Zeiger, 1998).

### **1.3 Περιβαλλοντικοί παράγοντες που επηρεάζουν την φωτοσύνθεση**

Υπάρχει μια πληθώρα περιβαλλοντικών παραγόντων οι οποίοι επηρεάζουν την φωτοσύνθεση:

#### **1.3.1. Το διοξείδιο του άνθρακα**

Η απόδοση της φωτοσύνθεσης εξαρτάται από τη συγκέντρωση του διοξειδίου του άνθρακα. Το

CO<sub>2</sub> αποτελεί το υπόστρωμα των βιοχημικών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης και ως εκ τούτου η συγκέντρωση του στο περιβάλλον των φυτών διαδραματίζει ιδιαίτερα σημαντικό ρόλο στη διαδικασία της φωτοσύνθεσης (Αϊβαλάκης κ.α., 2005).

Σε υψηλές εντάσεις φωτός και σταθερή θερμοκρασία η απόδοση της φωτοσύνθεσης αυξάνεται, με την αύξηση της συγκέντρωσης του διοξειδίου του άνθρακα του αέρα. Αυτό γίνεται μέχρι ενός σημείου και στη συνέχεια παραμένει σταθερή. Η περιεκτικότητα του ατμοσφαιρικού αέρα σε CO<sub>2</sub> ανέρχεται περίπου σε 360 ppm. Διακυμάνσεις στη συγκέντρωση του CO<sub>2</sub> επηρεάζουν τη φωτοσυνθετική απόδοση των φυτών. Έχει βρεθεί ότι όσο υψηλότερη είναι η περιεκτικότητα του αέρα σε CO<sub>2</sub>, τόσο πιο έντονη είναι η φωτοσυνθετική δραστηριότητα για μια συγκεκριμένη ένταση φωτισμού, ιδιαίτερα όταν η τελευταία είναι υψηλή (Αϊβαλάκης κ.α., 2005). Ωστόσο πολύ υψηλές συγκεντρώσεις CO<sub>2</sub> προκαλούν το κλείσιμο των στομάτων και κατά συνέπεια εμποδίζουν την πρόσληψή του από τα φυτά. Από την άλλη πλευρά όταν η συγκέντρωση του CO<sub>2</sub> πάρει χαμηλές τιμές, τότε το καθαρό ισοζύγιο στις ανταλλαγές O<sub>2</sub> ή CO<sub>2</sub> μηδενίζεται, δηλ. η φωτοσυνθετική δραστηριότητα αντισταθμίζεται από την αναπνευστική δραστηριότητα και τη δραστηριότητα της φωτοαναπνοής.

### **1.3.II. Η θερμοκρασία**

Η θερμοκρασία αποτελεί έναν από τους περιβαλλοντικούς παράγοντες όπου παρατηρούνται μεγάλες διακυμάνσεις. Η φωτοσυνθετική δραστηριότητα ως βιοχημική διαδικασία, αυξάνεται αυξανόμενης της θερμοκρασίας έως μία βέλτιστη περιοχή θερμοκρασιών η οποία για τα περισσότερα φυτικά είδη των εύκρατων κλιμάτων κυμαίνεται μεταξύ 25–35 °C. Αύξηση της θερμοκρασίας πέραν των ορίων αυτών έχει ως αποτέλεσμα αρνητική επίδραση σε μεμβρανικά ένζυμα, την πτώση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας λόγω της αύξησης της αναπνοής και της φωτοαναπνοής, του κλεισίματος των στοματίων και της δυσλειτουργίας που παρατηρείται στα φωτοσυστήματα των θυλακοειδών των χλωροπλαστών.

Ως αποτέλεσμα, επηρεάζεται έντονα όχι μόνο η ανάπτυξη των φυτών αλλά και η επιβίωση τους. Σε συνδυασμό με τις βροχοπτώσεις οι διακυμάνσεις της θερμοκρασίας επιδρούν έντονα στην παραγωγικότητα των φυτών. Στα C<sub>3</sub> φυτά οι επιδράσεις είναι μεγαλύτερες, σε σύγκριση με τα C<sub>4</sub>, λόγω περιορισμού της φωτοσύνθεσης και των απωλειών άνθρακα. Η ταχύτητα της φωτοσύνθεσης επηρεάζεται από τη θερμοκρασία καθώς επιδρά στη δράση των ενζύμων και στην ταχύτητα των ενζυμικών αντιδράσεων. Σε υψηλή και σταθερή ένταση φωτός, με την αύξηση της θερμοκρασίας, αυξάνεται έως ένα όριο, ανάλογα με το φυτικό είδος και το είδος του εγκλιματισμού του, και η απόδοση της φωτοσύνθεσης. Όταν η θερμοκρασία ξεπεράσει το όριο αυτό, τα ένζυμα και οι πλασματικές μεμβράνες καταστρέφονται και η απόδοση της φωτοσύνθεσης μειώνεται. Επίσης το παραπάνω φαινόμενο αποδίδεται στις βλάβες που προκαλούν συνολικά στα κύτταρα οι υψηλές θερμοκρασίες καθώς και στη θερμοευαισθησία των στομάτων, που σε ακραίες θερμοκρασίες κλείνουν περιορίζοντας τη φωτοσυνθετική απόδοση. Αν έχουμε συνδυασμό χαμηλών θερμοκρασιών και υψηλής έντασης φωτός τότε προκαλείται

φωτοαναστολή ή και μη αντιστρεπτή φωτοοξειδωση στην φωτοσυνθετική συσκευή.

### **1.3.III. Το οξυγόνο**

Σε όλα τα είδη τα οποία δεν έχουν μηχανισμό αύξησης της συγκέντρωσης του CO<sub>2</sub>, τα επίπεδα του οξυγόνου επηρεάζουν τη φωτοσύνθεση μέσω της δράσης τους στη δραστηριότητα της οξυγονάσης της RubisCO, δηλαδή της φωτοαναπνοής ή κύκλου C2. Έτσι, όσο αυξάνεται το ποσοστό του οξυγόνου στον αέρα τόσο η τιμή της καθαρής φωτοσύνθεσης μειώνεται. Αυτό λειτουργεί ως μειονέκτημα για τα C3 φυτά και ως πλεονέκτημα για τα C4 στα οποία η συσσώρευση CO<sub>2</sub> έχει ως αποτέλεσμα την καταστολή της φωτοαναπνοής. Τα C3 φυτά ευδοκιμούν σε πιο ψυχρά κλίματα και σκιερές περιοχές όπου επικρατούν τα φωτοσυνθετικά, ενώ τα C4 σε θερμά, ευήλια και συνήθως περισσότερο ξηρά ενδιαιτήματα.

### **1.3.IV. Το νερό**

Είναι δύσκολο να εκτιμήσουμε τις επιπτώσεις από την έλλειψη του νερού στις διάφορες κυτταρικές λειτουργίες ενός φυτού. Σε ότι αφορά στη φωτοσύνθεση, η ελάττωση της απόδοσης που παρατηρείται σε συνθήκες ξηρασίας οφείλεται κυρίως στο κλείσιμο των στομάτων ώστε να περιοριστεί η απώλεια νερού μέσω της διαπνοής. Τα φυτά λειτουργούν με τέτοιο τρόπο ώστε να εξασφαλίζουν την μέγιστη αφομοίωση CO<sub>2</sub> με τις μικρότερες κατά το δυνατόν απώλειες νερού.

### **1.3.V. Θρεπτικά στοιχεία**

Η έλλειψη των βασικών θρεπτικών στοιχείων των φυτών παρεμποδίζει το μηχανισμό της φωτοσύνθεσης. Μειωμένη διαθεσιμότητα αζώτου και μαγνησίου δυσχεραίνει το σχηματισμό της χλωροφύλλης καθώς τα παραπάνω αποτελούν δομικά συστατικά της. Παράλληλα το άζωτο συμμετέχει στη σύνθεση των πρωτεϊνών και επηρεάζει το μέγεθος των φύλλων και τη λειτουργία των στομάτων ενώ ο σίδηρος, αν και δεν αποτελεί δομικό στοιχείο της χλωροφύλλης, συμβάλλει στο σχηματισμό της και συνεπώς η έλλειψή του επηρεάζει έμμεσα τη φωτοσυνθετική δραστηριότητα του φυτού. Ανεπαρκείς, τέλος, ποσότητες φωσφόρου διαταράσσουν το σύστημα μεταφοράς ενέργειας (ADP, ATP) παρεμποδίζοντας το μηχανισμό της φωτοσύνθεσης (Baltzer – Thomas 2005).

### **1.3.VI. Ένταση φωτεινής ακτινοβολίας**

Η ένταση (ως πυκνότητα φωτονιακής ροής), εκφράζει τον αριθμό των φωτονίων που προσπίπτει σε μία επιφάνεια στη μονάδα του χρόνου. Εναλλακτικά μετράται σε μονάδες ενέργειας ανά μονάδα επιφάνειας και ανά μονάδα χρόνου ή σε μονάδες ισχύος ανά μονάδα επιφάνειας.

Σε θερμοκρασία 20°C και κανονική συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα στην ατμόσφαιρα, η απόδοση της φωτοσύνθεσης αυξάνεται με την αύξηση της έντασης του φωτός. Αυτό γίνεται μέχρι ενός ορισμένου σημείου. Στη συνέχεια η απόδοση της φωτοσύνθεσης παραμένει σχετικά



σταθερή.

Όταν η συνολική φωτοσύνθεση ισούται με την αναπνοή τότε η καθαρή φωτοσύνθεση ισούται με το μηδέν δηλαδή το φυτό βρίσκεται στο σημείο αντισταθμίσεως. Το φως μαζί με την συγκέντρωση του διοξειδίου του άνθρακα μπορεί να περιορίσουν την καθαρή φωτοσύνθεση. Όταν αυξάνει η ένταση του φωτός για συγκεκριμένη τιμή διοξειδίου μεταβάλλεται η καθαρή φωτοσύνθεση. Πιο συγκεκριμένα:

- Όταν η ένταση του φωτός είναι χαμηλή, η καθαρή φωτοσύνθεση αυξάνεται γραμμικά με την ένταση, δηλαδή περιορίζεται από το φως.
- Ύστερα από κάποια ένταση φωτός η απόκριση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας φτάνει σε κορεσμό καθώς κάποιος άλλος παράγοντας (συνηθέστερα το διοξείδιο του άνθρακα), καθίσταται περιοριστικός παράγοντας. Έτσι η φωτοσύνθεση χαρακτηρίζεται ως φωτοκορεσμένη ή περιοριζόμενη λόγω του διοξειδίου του άνθρακα.
- Σε συγκεκριμένη χαμηλή ένταση φωτός η καθαρή φωτοσύνθεση ισούται με μηδέν, δηλαδή η πρόσληψη διοξειδίου του άνθρακα ισούται με την έκλυση του. Η ένταση αυτή καθορίζει το σημείο αντισταθμίσεως του φωτισμού.
- Κάτω από το σημείο αντισταθμίσεως υπάρχει καθαρή έκλυση CO<sub>2</sub>, δηλαδή η αναπνοή είναι μεγαλύτερη από την ολική φωτοσύνθεση, με αποτέλεσμα η ταχύτητα της έκλυσης CO<sub>2</sub> στο σκοτάδι να αποτελεί την ταχύτητα της σκοτεινής-μιτοχονδριακής αναπνοής.

Όσον αφορά τα σκιάφυτα και τα ηλιόφυτα, το σημείο αντισταθμίσεως για τα πρώτα είναι χαμηλότερο. Τα φυτά σκιάς λόγω των βιοχημικών και ανατομικών τους χαρακτηριστικών έχουν την ικανότητα να απορροφούν και να εκμεταλλεύονται το φως με καλύτερη απόδοση σε σύγκριση με τα φυτά φωτός. Επίσης, παρουσιάζουν χαμηλή ταχύτητα αναπνοής, με αποτέλεσμα να είναι πιο αποδοτικά σε χαμηλές εντάσεις. Το αντίθετο όμως συμβαίνει στις υψηλές εντάσεις. Έτσι είναι πιο ευάλωτα στην φωτοαναστολή και για αυτό τα φυτά φωτός υπερισχύουν σε υψηλές εντάσεις φωτισμού (Τσέκου και Ηλία 2007, Ridge 2005).

#### **1.4. Φασματική σύσταση της ακτινοβολίας**

Τα χαρακτηριστικά του φωτός που ενδιαφέρουν τη φυσιολογία φυτών είναι το φάσμα της ακτινοβολίας (δηλαδή η φασματική σύσταση), η ένταση και η διάρκεια του φωτός. Η φασματική σύσταση (ποιότητα του φωτός), εκφράζει τη σχετική κατανομή των φωτονίων στις διάφορες φασματικές περιοχές. Συνήθως εκφράζεται με τη βοήθεια φάσματος (δηλ. γραφικής παράστασης της κατανομής των φωτονίων στα διάφορα μήκη κύματος). Εκτός από την ορατή περιοχή, ιδιαίτερη σημασία έχει για τα φυτά η φασματική περιοχή του υπεριώδους και αυτή του υπέρυθρου κυρίως λόγω του θερμικού της αποτελέσματος.

Η φασματική κατανομή της ηλιακής ακτινοβολίας είναι ενδεικτική της σημασίας της για τις βιολογικές διεργασίες. Το μεγαλύτερο ποσοστό της ενέργειας της ηλιακής ακτινοβολίας

βρίσκεται στη φασματική περιοχή της ορατής ακτινοβολίας, η οποία είναι επίσης η φασματική περιοχή της φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας, μεταξύ 400 και 700 nm. Η χλωροφύλλη, που αποτελεί την κύρια χρωστική της φωτοσύνθεσης, απορροφά κυρίως φως στην ιώδη-κυανή (400-500nm) και ερυθρή (650-700 nm) φασματική περιοχή του ορατού φωτός. Καθώς η κίτρινη-πράσινη φασματική περιοχή δεν απορροφάται από τις χλωροφύλλες και τα καροτενοειδή, τα φύλλα ανακλούν, σκεδάζουν και είναι φωτοπερατά στα φωτόνια αυτής της περιοχής με αποτέλεσμα τα φωτοσυνθετικά όργανα των φυτών να είναι πράσινα. Επιπλέον, η ποιότητα της ακτινοβολίας που δέχονται τα φύλλα εξαρτάται από το εάν αυτά είναι εκτεθειμένα στο άπλετο φως ή βρίσκονται υπό σκιά. Φύλλα τα οποία βρίσκονται στο εσωτερικό της κόμης ενός δέντρου ή φύλλα φυτών τα οποία αναπτύσσονται στον υποόροφο, δέχονται ακτινοβολία εμπλουτισμένη σε μήκη κύματος τα οποία δεν είναι αποδοτικά για τη φωτοσύνθεση (πράσινο και υπέρυθρο) και εξαντλημένη από μήκη κύματος της κυανής και ερυθρής περιοχής καθώς φωτόνια των περιοχών αυτών έχουν απορροφηθεί από τα υπερκείμενα φύλλα.

Τα φυτά καταπονούνται τόσο από χαμηλές όσο και υψηλές εντάσεις ορατής ακτινοβολίας. Οι χαμηλές προκαλούν καταπόνηση λόγω προφανούς ανεπάρκειας της ενέργειας για την επιτέλεση της φωτοσύνθεσης και την εξασφάλιση ενεργειακής επάρκειας για την συντήρηση, αύξηση και άμυνα των φυτών. Αντίθετα οι υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας προκαλούν καταπόνηση λόγω υπερσυσώρευσης ενέργειας στα φωτοσυστήματα αναφορικά με την ικανότητα φωτοχημικής απόσβεσης της ενέργειας και χρήσης των ανηγμένων παραγώγων στον κύκλο Calvin-Benson. Επιπλέον, οι υψηλές εντάσεις υπεριώδους ακτινοβολίας (UV) προκαλούν καταπόνηση λόγω προσβολής ευαίσθητων μορίων-στόχων όπως είναι τα λιπίδια των μεμβρανών, οι πρωτεΐνες, τα φωτοσυστήματα και τα νουκλεϊκά οξέα.

Σε μορφολογικό-ανατομικό επίπεδο ορισμένα χαρακτηριστικά δίδουν την ικανότητα αποφυγής της έκθεσης της φωτοσυνθετικής συσκευής σε υπερβολικές εντάσεις φωτεινής ακτινοβολίας. Στα χαρακτηριστικά αυτά περιλαμβάνονται κατάλληλες κινήσεις ή κυλινδρισμός των φύλλων και μετακινήσεις των χλωροπλαστών στα κύτταρα. Η ύπαρξη πυκνού τριχώματος, πεπαχυμένων κυτταρικών τοιχωμάτων επιδερμικών και υποδερμικών κυττάρων και κατάλληλων χρωστικών, όπως οι ανθοκυανίνες, συμβάλλουν στην αποφυγή της έκθεσης των υποκείμενων φωτοσυνθετικών ιστών σε υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας (Gould et al. 2002, Steyn et al. 2002).

Σε βιοχημικό επίπεδο, η περίσσεια ενέργειας διοχετεύεται σε οδούς εναλλακτικές της φωτοσυνθετικής. Η διαχείριση της πλεονάζουσας ενέργειας μπορεί να γίνει είτε στο στάδιο της φωτοσυλλογής (μη φωτοχημική, μη φωτοσυνθετική απόσβεση) είτε στο στάδιο της φωτοσυνθετικής ροής ηλεκτρονίων μεταξύ των δύο φωτοσυστημάτων (φωτοχημική, μη φωτοσυνθετική απόσβεση). Στο στάδιο της φωτοσυλλογής λειτουργεί η φωτοχημική απόσβεση μέσω της διηγεργμένης χλωροφύλλης σε κατάσταση τριπλότητας, ο κύκλος των ξανθοφυλλών και η μεσοπρόθεσμη απόσβεση. Στο στάδιο της φωτοσυνθετικής ροής ηλεκτρονίων λειτουργεί η φωτοαναπνοή, η χλωροπλαστική αναπνοή και η αντίδραση Mehler (Αίβαλάκης κ.α. 2005).

## 1.5. Ανατομικά χαρακτηριστικά φύλλων

Η αρχιτεκτονική κατασκευή των φύλλων στοχεύει αφενός μεν στην όσο το δυνατό αποτελεσματικότερη απορρόφηση της φωτεινής ακτινοβολίας και αφετέρου στην ευχερέστερη διάχυση του διοξειδίου του άνθρακα προς τα φωτοσυνθετικά κύτταρα. Για το λόγο αυτό τα περισσότερα φύλλα είναι λεπτά, ώστε όλα τα φωτοσυνθετικά κύτταρα να δέχονται ικανή ένταση φωτεινής ακτινοβολίας και να έχουν ευχερή πρόσβαση στο διοξείδιο του άνθρακα της ατμόσφαιρας (Αιβαλάκης, κ.α., 2003).

Το έλασμα του φύλλου αποτελείται από την επάνω και την κάτω επιδερμίδα και το μεσόφυλλο που βρίσκεται ανάμεσά τους και διασχίζεται από το αγωγό σύστημα. Η επιδερμίδα είναι το εξωτερικό στρώμα των κυττάρων του φύλλου και καλύπτεται από ένα υδρόφοβο στρώμα, την εφυμενίδα με σκοπό την αποφυγή της ανεξέλεγκτης απώλειας νερού. μερικές φορές η επιδερμίδα φέρει επιδερμικά εξαρτήματα όπως τρίχες ή αδένες. Για την ευχερή αλλά και ελεγχόμενη ανταλλαγή αερίων η επιδερμίδα φέρει κατά τόπους εξειδικευμένες κατασκευές που ονομάζονται στόματα. Τα στόματα σχηματίζονται από ζεύγη εξειδικευμένων κυττάρων, διαφορετικών από τα τυπικά επιδερμικά κύτταρα, που ονομάζονται καταφρακτικά κύτταρα. Η δομή και η διευθέτηση των καταφρακτικών κυττάρων επιτρέπει τη δημιουργία ενός ανοίγματος, του στοματικού πόρου. Τα στόματα έχουν την δυνατότητα ενεργητικού ανοίγματος και κλεισίματος με αποτέλεσμα, αφενός να ελέγχονται οι απώλειες νερού και αφετέρου να επιτρέπεται η ανταλλαγή των αερίων, κυρίως του CO<sub>2</sub> μεταξύ μεσοφύλλου και ατμόσφαιρας (Andersson and Barber, 1996). Η σημαντικότερη ανατομική ιδιομορφία τους, η οποία σχετίζεται με τις στοματικές κινήσεις, είναι η χαρακτηριστική ανομοιόμορφη πάχυνση του τοιχώματός τους, ενώ η σημαντικότερη φυσιολογική διαφορά από τα υπόλοιπα επιδερμικά κύτταρα αποτελεί η ύπαρξη χλωροπλαστών (Αιβαλάκης, κ.α., 2003).

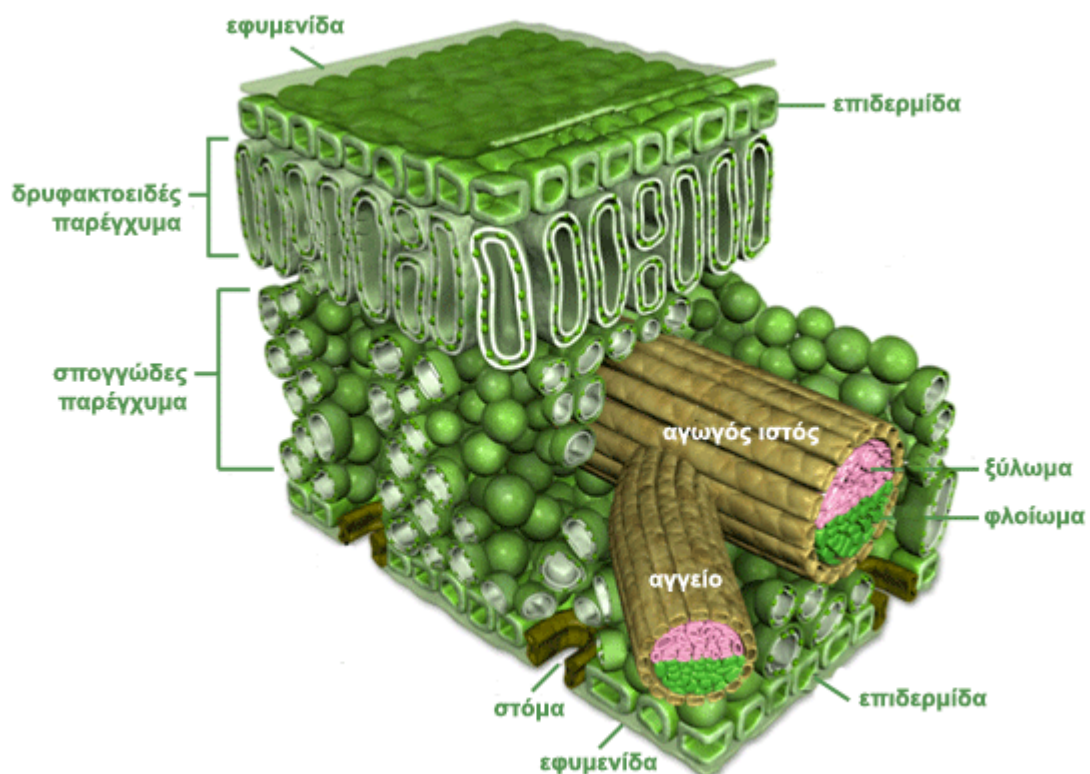
Η περιοχή του μεσοφύλλου περιλαμβάνει τα φωτοσυνθετικά κύτταρα, τα οποία περιέχουν χλωροπλάστες και τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες (Taiz and Zeiger, 1998). Επίσης, μεταξύ των κυττάρων του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος, σχηματίζονται άφθονοι μεσοκυττάριοι χώροι ώστε να διευκολύνεται η ανταλλαγή αερίων (Taiz and Zeiger, 1998).

Στα τυπικά φύλλα των δικότυλων (γαστρονότια ή ετερόπλευρα φύλλα) το μεσόφυλλο απαρτίζεται από δύο τύπους φωτοσυνθετικού παρεγχύματος (Taiz and Zeiger, 1998).

α) το δρυφρακτοειδές ή πασσαλώδες παρέγχυμα το οποίο βρίσκεται προς την πλευρά της επάνω επιδερμίδας. Αποτελείται από επιμήκη, σχεδόν κυλινδρικά κύτταρα, προσανατολισμένα κάθετα προς την επιφάνεια του φύλλου και πλούσια σε χλωροπλάστες. Η επιμήκης κατασκευή των κυττάρων του πασσαλώδους παρεγχύματος, σε συνδυασμό με την τοποθέτηση των χλωροπλαστών στα αντικλινή τοιχώματα, διευκολύνει τη διείσδυση της ακτινοβολίας στο εσωτερικό του μεσοφύλλου.

β) το σπογγώδες παρέγχυμα το οποίο βρίσκεται προς την πλευρά της κάτω επιδερμίδας. Αποτελείται από κύτταρα με λίγους χλωροπλάστες, χαλαρά συνδεδεμένα μεταξύ τους και σε άμεση επικοινωνία με τους υποστοματικούς θαλάμους (κοιλότητες όπου συγκεντρώνονται το διοξείδιο του άνθρακα και το οξυγόνο). Το σπογγώδες παρέγχυμα αποτελείται από έλοβα κύτταρα και διαθέτει άφθονους μεσοκυττάριους χώρους (Αιβαλάκης, κ.α., 2003). Το σχήμα των κυττάρων του σπογγώδους παρεγχύματος ευνοεί την απορρόφηση της φωτεινής ακτινοβολίας, ενώ η αποξονική επιδερμίδα συμπεριφέρεται ως εσωτερικός ανακλαστήρας που εκτρέπει τα φωτόνια ξανά προς το εσωτερικό του μεσοφύλλου. Η τελευταία, επιτρέπει επίσης την αύξηση του πάχους του φύλλου, κυρίως με την αύξηση των στοιβάδων του πασσαλώδους παρεγχύματος, χωρίς να δημιουργούνται σημαντικά προβλήματα φωτισμού στις κατώτερες στοιβάδες των κυττάρων του μεσοφύλλου (Αιβαλάκης, κ.α., 2003). Ο διαχωρισμός ανάμεσα στα κύτταρα του δρυφρακτοειδούς και του σπογγώδους παρεγχύματος δεν είναι πάντοτε σαφής. Συχνά το δρυφρακτοειδές παρέγχυμα είναι πολύστρωμο και εμφανίζονται μεταβατικοί τύποι κυττάρων.

Στα φύλλα τα οποία διαθέτουν έναν τύπο φωτοσυνθετικού παρεγχύματος (ισόπλευρα φύλλα, π.χ. των αγρωστωδών φυτικών ειδών) παρατηρείται ομοιογενές μεσόφυλλο με στόματα και



**Εικόνα 10.** Η τυπική ανατομική κατασκευή ενός φύλλου δικότυλου είδους όπου διακρίνεται η κεντρική ηθμαγγειώδης δεσμίδα.

στις δύο επιδερμίδες. Τα κύτταρα που βρίσκονται πλησιέστερα προς τις επιφάνειες διαθέτουν περισσότερους χλωροπλάστες και μεγαλύτερη συγκέντρωση χλωροφύλλης. Σε άλλες περιπτώσεις ισόπλευρων φύλλων, το δρυφακτοειδές παρέγχυμα συναντάται και στις δύο εξωτερικές επιφάνειες περιβάλλοντας μια περιοχή η οποία συνίσταται από σπογγώδες παρέγχυμα.

Η τροφοδοσία του φύλλου με νερό και θρεπτικά στοιχεία επιτελείται μέσω των αγγείων του ξύλου τα οποία εντοπίζονται στην πλευρά της δεσμίδας που βρίσκεται προς την προσαξονική (ανώτερη) επιφάνεια του φύλλου, ενώ η εξαγωγή των φωτοσυνθετικών προϊόντων γίνεται μέσω των στοιχείων του ηθμού τα οποία εντοπίζονται στη πλευρά της δεσμίδας που βρίσκεται προς την αποαξονική (κατώτερη) επιφάνεια (**Εικόνα 10**, Αιβαλάκης, κ.α., 2003).

Οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες συνήθως προστατεύονται από σκληρεγχυματικές ίνες και συχνά περιβάλλονται από σκλήρεγχυματικά ή παρεγχυματικά κύτταρα του λεγόμενου δεσμικού κολεού. Οι σκληρεγχυματικές ίνες προσφέρουν μηχανική στήριξη και προστασία έναντι προσβολών παθογόνων και εντόμων. Η μηχανική θωράκιση φαίνεται ότι είναι επιβεβλημένη αν ληφθεί υπόψη ότι οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες είναι εξαιρετικά πλούσιες σε θρεπτικά συστατικά και σάκχαρα, επομένως αποτελούν στόχο για τους βιοτικούς εχθρούς. Τα κύτταρα του δεσμικού κολεού βοηθούν κυρίως στη τροφοδότηση του ηθμού με σάκχαρα (Αιβαλάκης, κ.α., 2003). Στα δικότυλα φυτικά είδη, οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες οργανώνονται υπό μορφή δικτύου το οποίο διαθέτει μία κεντρική ηθμαγγειώδη δεσμίδα ή μεσαία νεύρωση η οποία διατρέχει κατά μήκος όλο το έλασμα από το μίσχο έως την κορυφή και διακλαδώσεις προς τις πλευρές του ελάσματος οι οποίες με τη σειρά της διακλαδίζονται περαιτέρω σε δεσμίδες μεγαλύτερης τάξης (μικρότερης διαμέτρου). Με τον τρόπο αυτό σχηματίζεται ένα δίκτυο από νευρώσεις το οποίο καλύπτει το σύνολο του ελάσματος. Στα μονοκότυλα φυτικά είδη οι ηθμαγγειώδεις δεσμίδες καθώς και οι διακλαδώσεις τους είναι παράλληλες με τον μεγάλο άξονα του ελάσματος σχηματίζοντας ένα παράλληλο δίκτυο το οποίο καλύπτει το σύνολο του ελάσματος. Τα επιδερμικά κύτταρα σε ορισμένες περιπτώσεις λειτουργούν ως κυρτοί φακοί και μπορούν να εστιάσουν την φωτεινή ακτινοβολία σε τέτοιο βαθμό ώστε το ποσό της ενέργειας ακτινοβολίας που φτάνει στους χλωροπλάστες να είναι υψηλότερο από αυτό του περιβάλλοντος (Brodersen and Vogelmann, 2007; Vogelmann et al., 1996). Τέτοια κύτταρα απαντώνται κυρίως σε φύλλα σκιφύτων όπως σε τροπικές πόες (Vogelmann, 1993). Υπό συνθήκες χαμηλού φωτισμού, η εστίαση προσφέρει πλεονέκτημα σε ορισμένους χλωροπλάστες του φύλλου. Το πλεονέκτημα αυτό μπορεί να ενισχυθεί από την κίνηση των χλωροπλάστων προς ή από τα σημεία εστίασης ώστε να αξιοποιήσουν κατάλληλα το φως που θα απορροφήσουν. Τα φύλλα έχουν αναπτύξει μια σειρά μηχανισμών για την αποτελεσματικότερη είσοδο και την πιο ομοιόμορφη κατανομή της ηλιακής ακτινοβολίας εντός του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος. Έχει βρεθεί ότι η φωτοσύνθεση μεγιστοποιείται όταν η μέση αποδοτικότητα της χρήσης του φωτός από τα φύλλα καθώς και η ένταση της φωτονιακής ροής ηλεκτρονίων μεγιστοποιείται (Possada et al. 2011).

Επίσης, το πασσαλώδες παρέγχυμα φαίνεται ότι προκαλεί μικρότερη σκέδαση της φωτεινής ακτινοβολίας συγκριτικά με το σπογγώδες παρέγχυμα (Knapp et al., 1988). Σε μελέτες όπου εξετάσθηκε η διείσδυση ευθυγραμμισμένης και διάχυτης φωτεινής ακτινοβολίας σε φύλλα με ή χωρίς πασσαλώδες παρέγχυμα βρέθηκε ότι το ευθυγραμμισμένο φως διεισδύει βαθύτερα στα φύλλα που διαθέτουν πασσαλώδη κύτταρα σε σχέση με αυτά που δεν διαθέτουν (Brodersen et al., 2008). Αντίθετα το πρότυπο διείσδυσης για το διάχυτο φως ήταν το ίδιο και για τα δύο είδη φύλλων. Η ιδιότητα αυτή είναι σημαντική για μεγάλου πάχους φύλλα που εκτίθενται σε άμεσο ηλιακό φως καθώς η ισχυρή διείσδυση του φωτός στα κατώτερα στρώματα συμβάλλει στην ομοιομορφία του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος. Επίσης, σημαντική συμβολή στην διάδοση του φωτός στους εσωτερικούς ιστούς έχει και η διάθλαση και σκέδαση του φωτός στο μεσόφυλλο η οποία έχει ως αποτέλεσμα την τυχαιοποίηση της πορείας του. Το φαινόμενο αυτό είναι σημαντικό για τη μεγιστοποίηση της απορρόφησης της ακτινοβολίας, αφού λόγω των πολλαπλών σκεδάσεων αυξάνεται το μήκος της διαδρομής των φωτονίων μέσα στο φύλλο.

### **1.5.1. Οπτικές ιδιότητες των φύλλων**

#### **1.5.1.1. Οπτικές ιδιότητες των φύλλων που συμβάλλουν στην προστασία από το φως**

Τα φυτά καταπονούνται τόσο από χαμηλές όσο και υψηλές εντάσεις ορατής ακτινοβολίας. Οι χαμηλές προκαλούν καταπόνηση λόγω προφανούς ανεπάρκειας της ενέργειας για την επιτέλεση της φωτοσύνθεσης και την εξασφάλιση ενεργειακής επάρκειας για την συντήρηση, αύξηση και άμυνα των φυτών. Αντίθετα οι υψηλές εντάσεις ακτινοβολίας προκαλούν καταπόνηση λόγω υπερσυσσώρευσης ενέργειας στα φωτοσυστήματα αναφορικά με την ικανότητα φωτοχημικής απόσβεσης της ενέργειας και χρήσης των ανηγμένων παραγώγων στον κύκλο Calvin-Benson.

Συγκεκριμένα, για την προστασία τους από τις υψηλές εντάσεις ορατής ακτινοβολίας έχουν αναπτύξει μια σειρά από μηχανισμούς για τον αποκλεισμό της πλεονάζουσας φωτοσυνθετικά ενεργού και υπεριώδους ακτινοβολίας. Η παρουσία τριχών, κηρών, παχιών κυτταρικών τοιχωμάτων καθώς και κατάλληλες κινήσεις ή κυλινδρισμός των φύλλων και μετακινήσεις των χλωροπλάστων στα κύτταρα προσφέρουν προστασία από την αφυδάτωση μέσω της μείωσης του ποσού της ακτινοβολίας που απορροφάται και της επακόλουθης αύξησης της θερμοκρασίας του ελάσματος (Vogelmann, 1993; Liakopoulos et al., 2006). Το φως που προσπίπτει τελικά στους χλωροπλάστες τροποποιείται τόσο ποιοτικά όσο και ποσοτικά από τις οπτικές ιδιότητες των υπερκείμενων ιστών. Η συμβολή των οπτικών ιδιοτήτων των φύλλων εξαρτάται και από τα γεωμετρικά χαρακτηριστικά του φωτός καθώς το προσπίπτον φως μπορεί να είναι είτε ευθυγραμμισμένο, όπως το φως από την άμεση ηλιακή ακτινοβολία, είτε διάχυτο, όπως το φως που σκεδάζεται από τα σύννεφα ή από άλλα φυτά. Το φωτεινό καθεστώς στο εσωτερικό των φύλλων καθορίζεται εν μέρει και από τις οπτικές ιδιότητες της επιφάνειας όπως αυτές διαμορφώνονται από την ύπαρξη κηρών, τριχώματος και χρωστικών των επιδερμικών κυττάρων (Vogelmann, 1993).



Επιπλέον, οι υψηλές εντάσεις υπεριώδους ακτινοβολίας (UV) προκαλούν καταπόνηση λόγω προσβολής ευαίσθητων μορίων-στόχων όπως είναι τα λιπίδια των μεμβρανών, οι πρωτεΐνες, τα φωτοσυστήματα και τα νουκλεϊκά οξέα. Για την προστασία των φυτών από την υπεριώδη ακτινοβολία υπάρχουν κυρίως επιδερμικοί προστατευτικοί ιστοί. Τα φλαβονοειδή των χυμοτοπιών λειτουργούν ως επιλεκτικό φίλτρο αφού απορροφούν την επιβλαβή υπεριώδη και όχι την χρήσιμη ορατή ακτινοβολία (Καραμπουρνιώτης 2003). Οι ανθοκυανίνες είναι χρωστικές οι οποίες εντοπίζονται κυρίως σε επιφανειακούς ιστούς του φυτού που εκτίθενται άμεσα στο φως, αλλά και στο μεσόφυλλο των φύλλων και σε ορισμένες περιπτώσεις και στο τρίχωμα.

Η ύπαρξη ανθοκυανινών συμμετέχει στην προστασία από την υπεριώδη αλλά κυρίως από τα υπερβολικά ποσά ορατής ακτινοβολίας καθώς επηρεάζουν την ποσότητα και την ποιότητα του φωτός που φθάνει στους χλωροπλάστες (Steyn et al. 2002).

### **1.5.1.II. Οπτικές ιδιότητες των φύλλων που συμβάλλουν στην φωτοσυλλογή**

Η κατασκευή των φύλλων ευνοεί οπτικά φαινόμενα όπως ο σκεδασμός, η εστίαση ή η απορρόφηση, με τελικό αποτέλεσμα τα φύλλα να δρουν ως φωτοπαγίδες. Όταν ένα φύλλο φωτίζεται μόνο από τη μία επιφάνειά του, δημιουργούνται κλιμακώσεις φωτονιακής ροής στο εσωτερικό του, λόγω της σταδιακής απορρόφησης των φωτονίων από τα αλληπάλληλα στρώματα των χλωροπλάστων.

Τα φύλλα έχουν αναπτύξει μια σειρά μηχανισμών για την αποτελεσματικότερη είσοδο και την πιο ομοιόμορφη κατανομή της ηλιακής ακτινοβολίας εντός του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος. Έχει βρεθεί ότι η φωτοσύνθεση μεγιστοποιείται όταν η μέση αποδοτικότητα της χρήσης του φωτός από τα φύλλα καθώς και η ένταση της φωτονιακής ροής ηλεκτρονίων μεγιστοποιείται (Possada et al. 2011).

Τα χαρακτηριστικά τα οποία συμβάλλουν στην καλύτερη αξιοποίηση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας είναι η οριζόντια διεύθυνση των φύλλων, η μεγάλη επιφάνεια ως προς τον όγκο και συνεπώς το μικρό πάχος, ο σαφής διαχωρισμός του μεσοφύλλου σε δρυφακτοειδές και σπογγώδες παρέγχυμα, τα ιδιαίτερα οπτικά χαρακτηριστικά των επιδερμικών κυττάρων, η περιορισμένη εναπόθεση λιγνίνης στα κυτταρικά τοιχώματα και η διχρωμία των φύλλων που οφείλεται στην ύπαρξη αερεγχύματος στον αποαξονικό επιδερμικό ιστό το οποίο αυξάνει την εσωτερική ανάκλαση του φωτός προς την πλευρά του μεσοφύλλου, αυξάνει την φωτοσυλλογή και μειώνει την φωτοπερατότητα του ελάσματος. Ο προσανατολισμός των φύλλων επιδρά στην ποσότητα του φωτός που απορροφάται τροποποιώντας την απορροφητικότητα καθώς μεταβάλλει την ανακλαστικότητα της κόμης και την συνολική επιφάνεια απορρόφησης (Murchie-Chen et al. 1999, Καραμπουρνιώτης 2003 ).

Σε ορισμένα σκιοφύτα, τα κύτταρα της προσαξονικής επιδερμίδας λόγω σχήματος έχουν την ικανότητα να συμπεριφέρονται ως κυρτοί φακοί και να μπορούν να εστιάσουν την φωτεινή ακτινοβολία σε τέτοιο βαθμό ώστε το ποσό της ενέργειας ακτινοβολίας που φθάνει στους

χλωροπλάστες να είναι υψηλότερο από αυτό του περιβάλλοντος, με αποτέλεσμα να εισχωρεί πιο βαθιά στο μεσόφυλλο και να επιτυγχάνει υψηλότερες φωτοσυνθετικές ταχύτητες. Επίσης, λόγω της διχρωμίας η οποία έχει ως συνέπεια την αυξημένη ανακλαστικότητα της εσωτερικής επιφάνειας της κάτω επιδερμίδας και του μεγάλου αριθμού μεσοκυττάρων χώρων, η ακτινοβολία εγκλωβίζεται στο φωτοσυνθετικό παρέγχυμα, υφίσταται πολλαπλές διαδρομές στο εσωτερικό του φύλλου και αυξάνεται έτσι η πιθανότητα απορρόφησης ανά φωτόνιο.

Ο αριθμός και η θέση των χλωροπλαστών ανά κύτταρο, η συγκέντρωση της χλωροφύλλης και η κατανομή των χλωροπλαστών μέσα στους ιστούς συμβάλλουν στον έλεγχο της κατανομής του φωτός στο μεσόφυλλο. Επίσης, η ύπαρξη μιας στρώσης κυττάρων δρυφρακτοειδούς παρεγχύματος επιτρέπει την καλύτερη διείσδυση της ακτινοβολίας στο σπογγώδες παρέγχυμα (Vogelmann et al. 1996, Καραμπουρνιώτης 2003).

### **1.5.2 Ομοβαρή και ετεροβαρή φύλλα**

Ανάλογα με την αρχιτεκτονική τους κατασκευή τα φύλλα μπορούν να διαχωριστούν σε ετεροβαρή και ομοβαρή. Η διάκριση συνίσταται κυρίως στην ύπαρξη ή όχι προεκτάσεων των δεσμικών κολεών προς τις δύο επιφάνειες οι οποίες λειτουργούν ως διαφανή παράθυρα, καθώς στερούνται χρωστικών και ενδοκυτταρικών δομών (McClellon, 1992), Στα ετεροβαρή φύλλα οι κολεοί των ηθμαγγειωδών δεσμιδών δημιουργούν προεκτάσεις (BSEs – Bundle Sheath Extensions), συνήθως με κύτταρα σκληρεγχύματος ή κολεγχύματος, οι οποίες εφάπτονται των δύο επιδερμίδων του ελάσματος. Προηγούμενες μελέτες έχουν δείξει ότι η παρουσία των BSEs, πέραν άλλων φυσιολογικών και οικοφυσιολογικών ρόλων, εμπλουτίζει με φως τα εσωτερικά στρώματα του μεσόφυλλου, γεγονός το οποίο αυξάνει τη φωτοσυνθετική απόδοση ανά επιφάνεια στις περιπτώσεις φύλλων με μεγάλο πάχος και συμβάλλουν στη διάδοση του φωτός στο εσωτερικό του μεσοφύλλου καθώς και στην ομογενοποίηση του φωτεινού μικροπεριβάλλοντος (Karabourniotis et al., 2000; Nikolopoulos et al., 2002). Επιπλέον οι προεκτάσεις αυτές προσφέρουν μηχανική στήριξη, προμηθεύουν με νερό τα επιδερμικά κύτταρα αλλά επίσης, λόγω του γεγονότος ότι είναι άχρωμες και σχετικά διαφανείς, μεταφέρουν φωτεινή ακτινοβολία στα κατώτερα στρώματα του μεσοφύλλου (Karabourniotis et al., 2000; Nikolopoulos et al., 2002). Με τον τρόπο αυτό δημιουργούνται αφ'ενός μεν επί μέρους "στεγανά" φωτοσυνθετικά διαμερίσματα στο φύλλο και αφ'ετέρου διαφανείς περιοχές με τη μορφή πλέγματος από τις οποίες απουσιάζουν οι φωτοσυνθετικές χρωστικές. Επομένως τα ετεροβαρή φύλλα, αντίθετα με τα ομοβαρή εμφανίζουν ένα δίκτυο διαφανών νευρώσεων ορατών ακόμη και με γυμνό μάτι όταν το έλασμα εξεταστεί με υποκείμενο φωτισμό. Η ετεροβαρής κατασκευή συμβάλλει στη μείωση της φωτοπενίας στα εσωτερικά φωτοσυνθετικά στρώματα των φύλλων και επιτρέπει την ανάπτυξη ελάσματος μεγάλου πάχους με σκοπό τη μείωση των απωλειών νερού (Nikolopoulos, D., Liakopoulos, G., Drossopoulos, I., Karabourniotis, G. 2002). Η κατανομή

και η πυκνότητα των διαφανών περιοχών είναι σημαντική καθώς καθορίζει τη φωτοσυνθετική απόδοση των φύλλων (Nikolopoulos et al., 2002).

Η επιφάνεια την οποία καταλαμβάνουν τα BSEs στα ετεροβαρή φύλλα ανέρχεται συχνά σε σημαντικό ποσοστό της συνολικής επιφάνειας του φύλλου, που σε ορισμένες περιπτώσεις φθάνει ή ξεπερνά το 50% (Karabourniotis et al 2000; 2001). Τα ετεροβαρή φύλλα παρουσιάζονται συχνά παχύτερα και με υψηλότερο δείκτη μάζας ανά μονάδα επιφάνειας του φύλλου, με χαμηλότερη συγκέντρωση αζώτου ανά μονάδα μάζας και εμφανίζουν συγκρίσιμη φωτοσυνθετική ικανότητα ανά μονάδα επιφάνειας ενώ η φωτοσυνθετική ικανότητα ανά μονάδα μάζας μπορεί να είναι μεγαλύτερη σε σύγκριση με ομοβαρή φύλλα (Liakoura et al. 2008). Ετεροβαρή φύλλα διαθέτουν πολυάριθμα είδη φυτών, φαίνεται ωστόσο ότι υπάρχει η τάση η συγκεκριμένη αυτή ανατομία του ελάσματος να είναι περισσότερο διαδεδομένη μεταξύ των δένδρων (Mc Clendon, 1992) και μεταξύ φυτών τα οποία διαβιούν σε περιβάλλοντα στα οποία επικρατούν υψηλές θερμοκρασίες, υψηλές εντάσεις φωτισμού και έλλειψη νερού (Wylie 1952; Terashima 1992). Χαρακτηριστικοί εκπρόσωποι φυτών με ετεροβαρή φύλλα είναι ορισμένα αείφυλλα σκληρόφυλλα, μονοκότυλα σκληροφυτικά είδη και αρκετά δένδρα.

Πρόσφατες μελέτες επιχείρησαν να αποσαφηνίσουν εάν ο τύπος των φύλλων σχετίζεται με το περιβάλλον ανάπτυξης και / ή τη βιομορφή, ακόμα και στην περίπτωση τροπικών δασών, όπου τα δένδρα είναι αειθαλή και κατά κανόνα ομοβαρή. Οι Kenzo et al (2007) μελέτησαν την κατανομή των ετεροβαρών και ομοβαρών φύλλων σε διαφορετικές βιομορφές σε 250 είδη δένδρων, τα οποία ανήκουν σε 45 οικογένειες φυτών του τροπικού δάσους. Τα αποτελέσματα της μελέτης υποδεικνύουν ότι τα δένδρα προσαρμόζονται στις συνθήκες του περιβάλλοντος στο οποίο αναπτύσσονται (ένταση ηλιακής ακτινοβολίας, τάση ατμών, κ.λ.π.) και, ανάλογα με το ύψος στο οποίο φτάνουν κατά την πλήρη ανάπτυξή τους, φέρουν διαφορετικούς τύπους φύλλων, πιθανόν διότι αυτοί οι διαφορετικοί τύποι σχετίζονται με διαφορετικές φυσιολογικές και / ή μηχανικές λειτουργίες.

### **1.5.3 Ιδιαίτερες συνθήκες φωτισμού**

#### **1.5.3.1. Φωτοσύνθεση υπό έντονες διακυμάνσεις του φωτεινού περιβάλλοντος**

Ανάλογα με την θέση του ένα φυτό μπορεί να δέχεται άμεσο και σταθερής έντασης φως ή να σκιάζεται σε μικρό ή μεγάλο ποσοστό από υπερκείμενα φυτά. Μέσα σε μια φυτεία ο προσανατολισμός και η θέση των φύλλων της κόμης διαφοροποιούνται. Δεν δέχονται όλα τα φύλλα της κόμης τα ίδια ποσά ηλιακής ακτινοβολίας καθώς κάποια μπορεί να βρίσκονται σε υποόροφο, στο εσωτερικό της κόμης ή λόγω της θέσης και του προσανατολισμού τους ενδέχεται να φωτίζονται περισσότερο από άλλα συνεχώς ή κατά διαστήματα.

Έτσι, σε διαφορετικά σημεία της ίδιας κόμης επικρατούν διαφορετικές εντάσεις φωτισμού, με αποτέλεσμα, τα φύλλα να πρέπει να προσαρμόζονται άμεσα ακόμη και σε στιγμιαίες αλλαγές

του φωτεινού καθεστώτος. Τα φύλλα τα οποία βρίσκονται στην οροφή της κόμη ενός δέντρου έχουν συνήθως μικρότερο μέγεθος και μεγαλύτερη κλίση προκειμένου να επιτευχθεί μεγαλύτερη διείσδυση φωτός στο εσωτερικό της κόμης (Ishida et al.1998). Έτσι, σε διαφορετικά σημεία της ίδιας κόμης επικρατούν διαφορετικές εντάσεις φωτισμού, με αποτέλεσμα, τα φύλλα να πρέπει να προσαρμόζονται άμεσα ακόμη και σε στιγμιαίες αλλαγές του φωτεινού καθεστώτος. Τα φύλλα τα οποία βρίσκονται στην οροφή της κόμη ενός δέντρου έχουν συνήθως μικρότερο μέγεθος και μεγαλύτερη κλίση προκειμένου να επιτευχθεί μεγαλύτερη διείσδυση φωτός στο εσωτερικό της κόμης (Ishida et al.1998). Λόγω νεφών, σκίασης και σε συνδυασμό με την κίνηση της γης και του υπερκείμενου φυλλώματος λόγω του ανέμου δημιουργούνται ηλιοκηλίδες κατά την διάρκεια των οποίων, και με την συμμετοχή των περιβαλλοντικών συνθηκών, η ένταση της φωτεινής ακτινοβολίας που προσπίπτει σε ένα φύλλο μπορεί να μεταβληθεί δραματικά. Για ορισμένα φύλλα ή φυτά οι ηλιοκηλίδες μπορούν να αποτελέσουν ίσως την μοναδική πηγή φωτός ικανού να προκαλέσει θετικές φωτοσυνθετικές ταχύτητες. Η ύπαρξή τους είναι σημαντική για τα φυτά, καθώς μελέτες έχουν δείξει, ότι σε αίθριες ημέρες το 20-80% της δέσμευσης της ακτινοβολίας από τα φυτά του υποορόφου οφείλεται στις κηλίδες φωτός.

Ανάλογο ποσοστό της ημερήσιας ανταλλαγής CO<sub>2</sub> από τα φύλλα των φυτών αυτών μπορεί να αποδοθεί στην ύπαρξη των κηλίδων (Pearcy, 1990). Ωστόσο, όταν ένα φύλλο βρίσκεται σε χαμηλό φωτισμό για μεγάλο χρονικό διάστημα η εμφάνιση μιας κηλίδας φωτός προκαλεί δυσανάλογα μικρή ταχύτητα φωτοσυνθετικής αφομοίωσης του CO<sub>2</sub>. Παρόλα αυτά, η πτώση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας μετά το πέρας της κηλίδας φωτός είναι χαμηλή με αποτέλεσμα ένα μεγάλο μέρος του CO<sub>2</sub> που αφομοιώνεται να εμφανίζεται μετά την διακοπή του φωτισμού (Pearcy, 1990).

Κηλίδες φωτός μεγάλης έντασης προκαλούν αύξηση της θερμοκρασίας του φύλλου με αποτέλεσμα ακόμη και την νέκρωσή του (Pearcy 1990, Barradas et al. 1998).

### **1.5.3.II. Φωτοσύνθεση υπό πλάγιο και διάχυτο φωτισμό**

Η θέση των φύλλων καθορίζεται από τη γωνία του μίσχου (ή του κολεού) ως προς τον βλαστό, τη γωνία του ελάσματος ως προς το οριζόντιο επίπεδο και την ιδιαίτερη γεωμετρία του ελάσματος. Η χωροταξική διευθέτηση των φύλλων έχει ως αποτέλεσμα να δέχονται κατά περίπτωση διαφορετική ένταση ακτινοβολίας. Επίσης, αυτό ενδέχεται να αλλάζει βραχυπρόθεσμα ή μεσοπρόθεσμα και λόγω του ανέμου ή της κίνησης της γης. Κατά αναλογία, η γωνία πρόσπτωσης του φωτός διαφέρει από φύλλο σε φύλλο με αποτέλεσμα να επηρεάζεται η φωτοσυνθετική τους ταχύτητα. Έτσι, η πλειοψηφία των φύλλων δέχεται μέσα στα χρονικά όρια της φωτοπεριόδου περισσότερο πλάγιο παρά κάθετο φωτισμό. Εξαιτίας αυτού του φαινομένου, κάθε φύλλο αναμένεται να φωτοσυνθέτει κατά ένα ποσοστό λιγότερο συγκριτικά με το θεωρητικά αναμενόμενο (Yates 1981).

Η γωνία του φύλλου παίζει σημαντικό ρόλο και στην αποφυγή των υψηλών εντάσεων ηλιακής ακτινοβολίας. Τα φύλλα με κατακόρυφη θέση λαμβάνουν μικρότερα ποσοστά ηλιακής ακτινοβολίας, υφίστανται μικρότερη συσσωρευμένη φωτοαναστολή, χαμηλότερες θερμοκρασίες ελάσματος και καλύτερη υδατική κατάσταση (De Lucia et al, 1991; Liu et al., 2003). Η αλλαγή της γωνίας κλίσης από την κατακόρυφη προς την οριζόντια θέση του ελάσματος έχει σημαντική επίδραση στην ικανότητα συλλογής τόσο του άμεσου όσο και του διάχυτου φωτός. Επομένως, φύλλα σε οριζόντια θέση εμφανίζουν πλεονέκτημα σε περιβάλλοντα χαμηλού φωτισμού. Ωστόσο, η οριζόντια θέση των φύλλων μπορεί να οδηγήσει σε σημαντική σκίαση εντός της κόμης λόγω κάλυψης των υποκείμενων στρωμάτων φύλλων. Υπό συνθήκες μεγάλης διαθεσιμότητας του φωτός η έντονη διακύμανση στη γωνία των φύλλων από τα ακραία προς τα υποκείμενα στρώματα της κόμης είναι εξαιρετικά επωφελής εξαιτίας της ομοιόμορφης κατανομής του φωτός η οποία επιτυγχάνεται σε επίπεδο κόμης. Πολλές φορές, τα φύλλα λαμβάνουν οριζόντια θέση υπό συνθήκες χαμηλού φωτισμού ενώ τείνουν να λάβουν κατακόρυφη θέση με την αύξηση της έντασης της ακτινοβολίας (Niinemets and Fleck, 2002).

## **1.6. Σκοπός εργασίας**

Στο φυσικό περιβάλλον οι ποσοτικές και ποιοτικές αλλαγές της φωτεινής ακτινοβολίας είναι ιδιαίτερα έντονες με συνέπεια τη μείωση της ταχύτητας της φωτοσύνθεσης λόγω φωτισμού των χλωροπλαστών σε επίπεδα χαμηλότερα του φωτοκορεσμού. Μεταξύ των παραπάνω αλλαγών, αυτές της γωνίας πρόσπτωσης της φωτεινής ακτινοβολίας στο έλασμα του φύλλου είναι ίσως οι περισσότερο συχνές καθώς σχετίζονται με τις κινήσεις των φύλλων λόγω του ανέμου αλλά και η περιοδική κίνηση της γης γύρω από τον άξονά της (ημερήσιες αλλαγές) και γύρω από τον ήλιο (εποχικές αλλαγές). Η γωνία πρόσπτωσης καθορίζεται επίσης από την θέση των φύλλων στον βλαστό αλλά και την κλίση του μίσχου ή και του ίδιου του ελάσματος. Είναι συνεπώς αναμενόμενο ότι ένα φύλλο έχει περισσότερες πιθανότητες να δέχεται φως υπό γωνία παρά κατακόρυφα σε μια δεδομένη χρονική στιγμή. Παρά το ότι τα φύλλα, στην πλειοψηφία τους, δέχονται την ηλιακή ακτινοβολία υπό γωνία διαφορετική αυτής των 90°, η επίδραση του πλάγιου φωτισμού στη φωτοσύνθεση και η ενδεχόμενη εμπλοκή της ανατομίας των φύλλων σε αυτή έχουν μελετηθεί ελάχιστα.

Σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η μελέτη της επίδρασης του πλάγιου φωτισμού στην φωτοσυνθετική λειτουργία καθώς και η επίδραση της ιδιαίτερης ανατομίας των φύλλων στο παραπάνω φαινόμενο. Δύο ανατομικά στοιχεία ελήφθησαν υπόψη στα πειράματα: το πρώτο είναι η κατηγορία του φυτού (μονοκότυλο ή δικότυλο) καθώς στην πρώτη περίπτωση οι ιστοί του φύλλου διατάσσονται κατά αξονική συμμετρία γεγονός που ορίζει συγκεκριμένη γεωμετρική διεύθυνση μεταξύ φύλλου και διεύθυνσης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας. Το δεύτερο χαρακτηριστικό είναι η ανατομική κατασκευή του φύλλου (ετεροβαρές ή ομοβαρές). Το χαρακτηριστικό αυτό ελήφθη υπόψη διότι είναι πιθανή η επίδραση της ετεροβαρούς

κατασκευής στην εκμετάλλευση του πλάγιου φωτισμού από το έλασμα καθώς στα φύλλα αυτά οι προεκτάσεις των δεσμικών κολεών παρουσιάζουν διαπιστωμένο οπτικό ρόλο. Προηγούμενες εργασίες έχουν δείξει τον οπτικό ρόλο των σκληρεγχυματικών ιστών των ετεροβαρών φύλλων αναφορικά με τη διάδοση του φωτός στα εσωτερικά στρώματα του χλωρεγχύματος τα οποία, ιδιαίτερα σε φύλλα με μεγάλο πάχος, βρίσκονται σε καθεστώς φωτοπενίας. Επίσης, νεότερες εργασίες έχουν συσχετίσει την έκταση του σκληρεγχύματος με το πάχος του ελάσματος καθώς και με τη φωτοσυνθετική απόδοση ανά μονάδα όγκου του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος.

Στην συγκεκριμένη εργασία μελετήθηκε η επίδραση του πλάγιου φωτισμού στη φωτοσυνθετική ταχύτητα μονοκότυλων ή δικότυλων, ομοβαρών ή ετεροβαρών φυτικών ειδών με σκοπό την εξέταση της υπόθεσης σύμφωνα με την οποία οι οπτικά ενεργές δομές των ετεροβαρών φύλλων συμβάλλουν στην εκμετάλλευση του φωτός στη φωτοσύνθεση όταν αυτός προσπίπτει υπό γωνία διαφορετική των  $90^\circ$ . Στα φυτικά είδη, οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν σε τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες του άξονα του φύλλου ως προς την κατεύθυνση του πλάγιου φωτισμού ώστε να διαπιστωθεί η πιθανή συμβολή του παράγοντα αυτού στη φωτοσύνθεση. Έτσι, μπορεί να συγκριθούν μεταξύ τους διαφορετικές γεωμετρικές διευθετήσεις μεταξύ της διεύθυνσης διάδοσης των ακτινών και των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών.



## 2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

### 2.1. Φυτικό υλικό

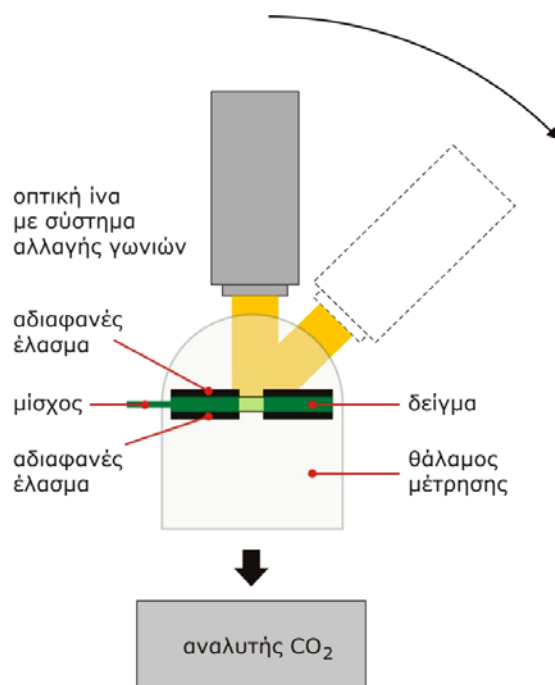
Ως φυτικό υλικό επιλέχθηκαν μονοκότυλα και δικότυλα φυτικά είδη σε φυτοδοχεία με ομοβαρή ή ετεροβαρή φύλλα. Συγκεκριμένα επιλέχθηκαν τα είδη *Tulbaghia violacea* (μονοκότυλο ομοβαρές), *Beaucarnea recurvata* (μονοκότυλο ετεροβαρές) και *Ceratonia siliqua* (δικότυλο ετεροβαρές). Όλα τα φυτά που χρησιμοποιήθηκαν στα πειράματα είχαν αναπτυχθεί κάτω από φυσικό φως και ατμοσφαιρική συγκέντρωση CO<sub>2</sub>, περίπου 380 ppm.

### 2.2. Ανατομικές παρατηρήσεις

Οι ανατομικές παρατηρήσεις πραγματοποιήθηκαν σε εγκάρσιες τομές που ελήφθησαν είτε με το χέρι με ξυράφι είτε με κρουτόμηση (πάχος 30-50 μm, Leica CM1850 Cryostat, Leica Microsystems (Schweiz) AG, Heerbrugg, Switzerland). Οι τομές παρατηρήθηκαν και φωτογραφήθηκαν σε οπτικό μικροσκόπιο Olympus BX40 (Olympus Corporation, Hamburg, Germany) εξοπλισμένο με ψηφιακή κάμερα Olympus DP71.

### 2.3. Μελέτη της επίδρασης της γωνίας φωτισμού στη φωτοσυνθετική ταχύτητα

Στα πειράματα αυτά πραγματοποιήθηκαν μετρήσεις της φωτοσυνθετικής ταχύτητας υπό κάθετο (γωνία  $\theta$  90°) και πλάγιο φωτισμό (γωνίες  $\theta$  60° και 30°) ως προς την επιφάνεια του ελάσματος.

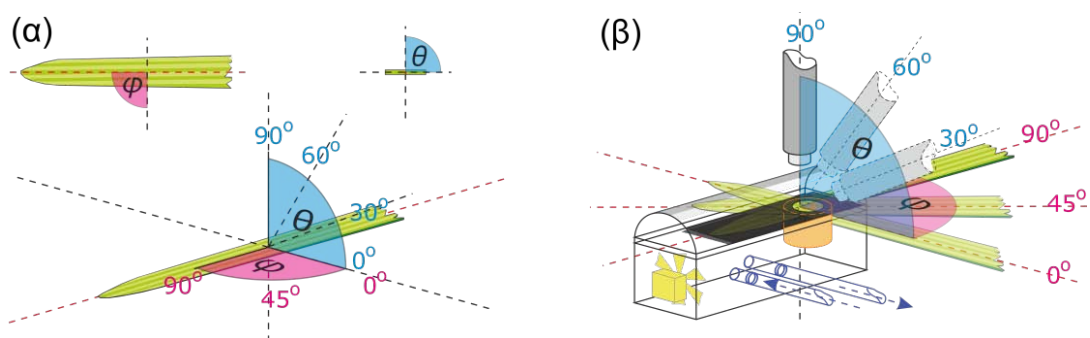


**Εικόνα 11.** Πειραματική διάταξη για την μέτρηση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας υπό διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης του φωτός.

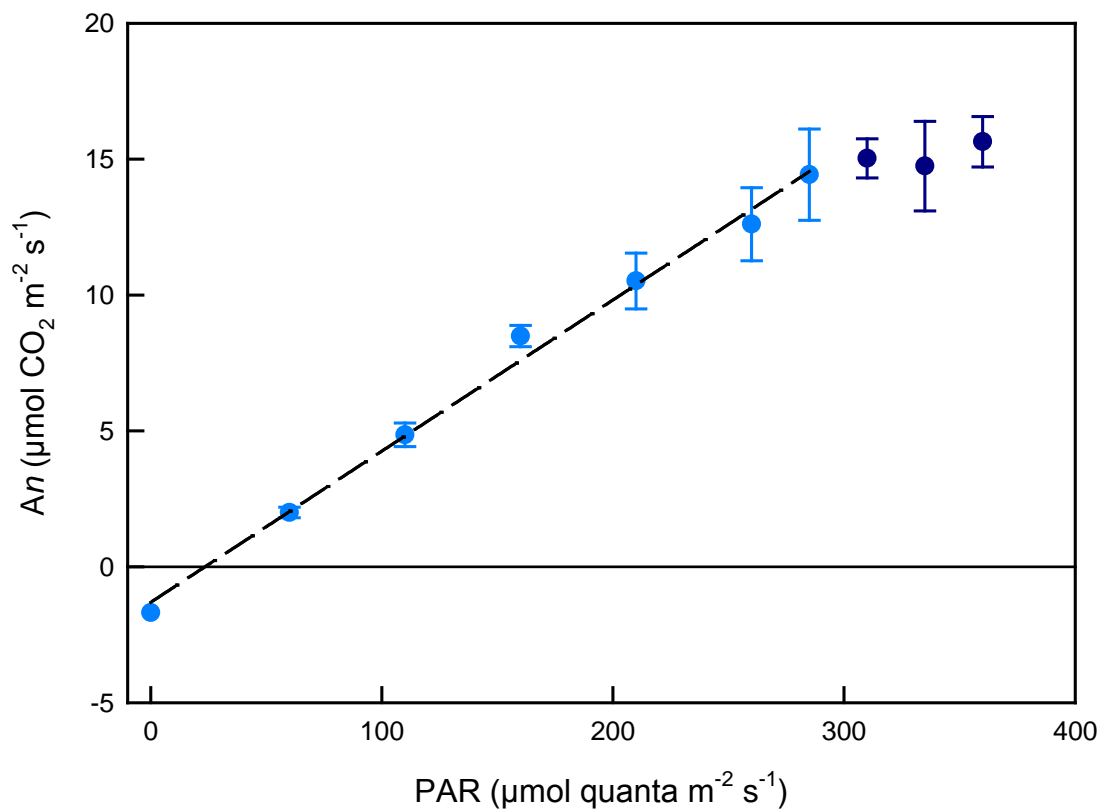
Στην περίπτωση των μονοκότυλων οι μετρήσεις έγιναν σε τρεις διαφορετικές αξονικές γωνίες (γωνίες  $\varphi$ ) ως προς τον άξονα του φύλλου ( $90^\circ$ : διεύθυνση φωτισμού κάθετα στον άξονα του φύλλου,  $45^\circ$  και  $0^\circ$ : παράλληλα στον άξονα του φύλλου, βλ. **Εικόνα 12**).

Οι μετρήσεις διεξήχθησαν με τη βοήθεια διάταξης η οποία περιελάμβανε σύστημα φωτισμού με δυνατότητα αλλαγής γωνίας πρόσπτωσης και έντασης του φωτός και θάλαμο μέτρησης συνδεδεμένο σε κλειστό κύκλωμα συνολικού όγκου 336 ml με αναλυτή  $\text{CO}_2$  (EGM-4, PP Systems International, Inc., Amesbury, MA, USA) (**Εικόνες 11 και 12**). Το κάλυμμα του θαλάμου μέτρησης ήταν διάφανο και ημικυκλικό ώστε να αποφεύγεται η διαφορετική περατότητα του φωτός με την αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης.

Το φύλλο εισήχθη στο θάλαμο μέτρησης (θάλαμος Li-Cor 6000-13 Quarter Litre Leaf Chamber, όγκου 260 ml) σε ειδική υποδοχή η οποία αφενός άφηνε συγκεκριμένη επιφάνεια του ελάσματος εκτεθειμένη στο φως και αντίστοιχα από την αποαξονική πλευρά του ελάσματος για την ανταλλαγή αερίων (συνήθως κυκλική περιοχή διαμέτρου 17 mm) και αφετέρου εφάρμοζε αεροστεγώς στο υπόλοιπο τμήμα του ελάσματος το οποίο ήταν κλεισμένο μέσα στο θάλαμο ώστε να μην εκπέμπεται  $\text{CO}_2$  λόγω της αναπνοής. Το φως παρέχόταν μέσω οπτικής ίνας (Intralux 6000, Volpi, Zürich, Switzerland) με συγκεκριμένη ένταση λευκού φωτός (Philips 13629 EKE 21 V, 150 W, GX5,3, θερμοκρασία χρώματος λευκού  $3250^\circ \text{K}$ , ένταση  $200 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , μετρημένη στην επιφάνεια του φύλλου με γωνία πρόσπτωσης  $90^\circ$ ). Η μέτρηση της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας γινόταν μέσω αισθητήρα (LI-188B; LI-COR, Lincoln, NE, USA) ο οποίος είχε τοποθετηθεί στο εσωτερικό του θαλάμου μέτρησης (**Εικόνα 12**). Η φωτοσυνθετική ταχύτητα μετρήθηκε μέσω συνεχούς καταγραφής της κλίσης της συγκέντρωσης του  $\text{CO}_2$  για χρονικό διάστημα 6-15 λεπτά μετά την πλήρη επαγωγή της



**Εικόνα 12.** (α) Σχηματική αναπαράσταση των διαμορφώσεων της πειραματικής διάταξης μέσω αλλαγής στις γωνίες πρόσπτωσης του φωτός ( $\theta$ ) για την καταγραφή του φωτοσυνθετικού ρυθμού. Με κυανό χρώμα παριστάνονται οι διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης του φωτός ως προς την επιφάνεια του φύλλου ( $\theta$ ,  $90^\circ$ ,  $60^\circ$  και  $30^\circ$ ) ενώ με ερυθρό χρώμα οι διαφορετικές γωνίες πρόσπτωσης του φωτός ως προς τον άξονα του φύλλου ( $\varphi$ ,  $90^\circ$ : διεύθυνση φωτισμού κάθετη στον άξονα του φύλλου,  $45^\circ$  και  $0^\circ$ : διεύθυνση φωτισμού παράλληλη στον άξονα του φύλλου). (β) Ο τροποποιημένος θάλαμος μέτρησης της φωτοσυνθετικής ταχύτητας. Με πορτοκαλί χρώμα διακρίνεται ο αισθητήρας της έντασης της προσπίπτουσας ακτινοβολίας, με κίτρινο χρώμα ο ανεμιστήρας ομογενοποίησης του αέρα και με μπλε χρώμα η σύνδεση με τον αναλυτή  $\text{CO}_2$ .



**Εικόνα 13.** Καμπύλη απόκρισης της φωτοσυνθετικής ταχύτητας των φύλλων του φυτού *Tulbaghia violacea* από την ένταση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας για γωνία πρόσπτωσης ίση με 90°. Στο τμήμα της καμπύλης μεταξύ 0 και 285  $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$  η απόκριση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας με την ένταση της ακτινοβολίας είναι γραμμική.

φωτοσύνθεσης. Οι μετρήσεις της φωτοσυνθετικής ταχύτητας πραγματοποιήθηκαν σε αυξημένη συγκέντρωση CO<sub>2</sub> περίπου 1000 ppm και για κάθε δείγμα και κάθε αξονική γωνία ελήφθησαν 5-10 επαναλήψεις. Να αναφερθεί ότι σε πειράματα του είδους αυτού προαπαιτείται η κατασκευή καμπυλών έντασης φωτισμού-φωτοσυνθετικού ρυθμού, ώστε να επιλεγεί η κατάλληλη ένταση φωτισμού εντός της γραμμικής περιοχής απόκρισης της φωτοσυνθετικής ταχύτητας από την ένταση της ακτινοβολίας. Σύμφωνα με προκαταρκτικές μετρήσεις, η απόκριση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας στην ένταση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας είναι γραμμική τουλάχιστον έως τα 200  $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (**Εικόνα 13**).



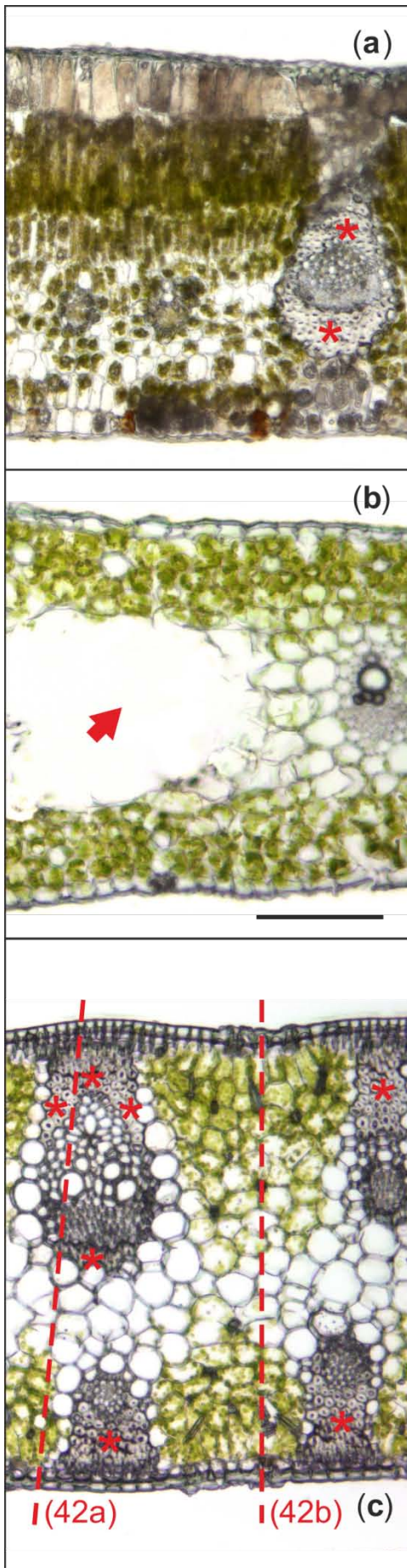
### 3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

---

#### 3.1. Ανατομικά χαρακτηριστικά και οπτικές ιδιότητες των φύλλων των ειδών που μελετήθηκαν

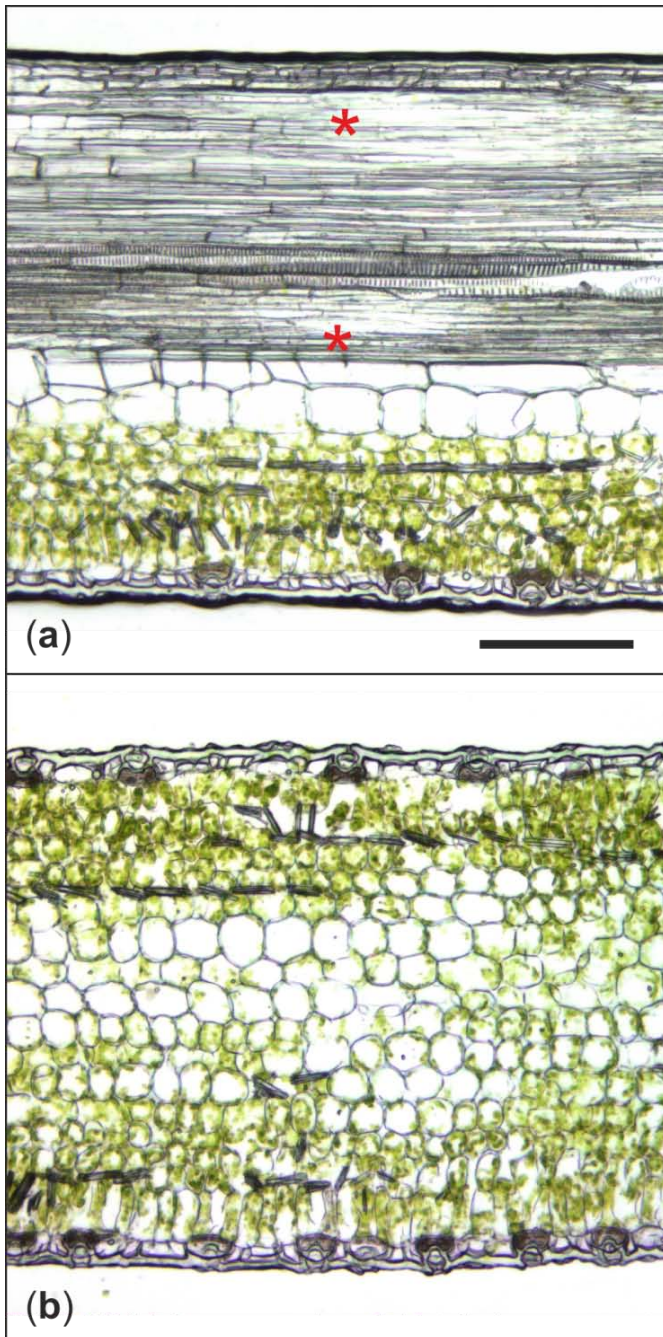
Στην εργασία αυτή επιλέχθηκαν τρία φυτικά είδη των οποίων τα φύλλα εμφανίζουν χαρακτηριστικές διαφορές σε ανατομικό επίπεδο. Το φυτό *Ceratonia siliqua* είναι δικότυλο αείφυλλο σκληρόφυλλο της μεσογειακής χλωρίδας. Τα φύλλα του διαθέτουν αυξημένο πάχος, τυπική ετεροβαρή κατασκευή, ετερόπλευρη συμμετρία και χαρακτηριστικά μεγεθυμένα κύτταρα της προσαξονικής επιδερμίδας (**εικόνα 14a**). Η προσαξονική επιδερμίδα αποτελείται από μία στρώση κυττάρων τα οποία έχουν ύψος περίπου 70  $\mu\text{m}$  ενώ η αποαξονική επιδερμίδα αποτελείται από μία λεπτή στρώση κυττάρων. Σύμφωνα με προηγούμενες μελέτες, τα κύτταρα της προσαξονικής επιδερμίδας χαρακτηρίζονται από υψηλό περιεχόμενο ταννινών (Κοντογιώργου, 2012). Τα δύο επόμενα φυτά, το *Tulbaghia violacea* και *Beaucarnea recurvata* είναι μονοκότυλα με σχετικά επίπεδο έλασμα και ομοιογενές φωτοσυνθετικό παρέγχυμα. Το πρώτο είναι ομοβαρές με χαρακτηριστική την ύπαρξη υδατεγγύματος στο κέντρο του μεσοφύλλου (**Εικόνα 14b**) και αποτελείται από μονοστρωματική επιδερμίδα και στις δύο επιφάνειες του φύλλου. Το δεύτερο είναι τυπικό ετεροβαρές με ιδιαίτερα έντονη παρουσία σκληρεγγύματος και χαρακτηρίζεται από ηθμαγγειώδεις δεσμίδες που διατάσσονται σε δύο παράλληλες σειρές, μία προς την προσαξονική και μια προς την αποαξονική επιφάνεια. Το σκληρέγχυμα εντοπίζεται από τις ηθμαγγειώδεις δεσμίδες και προς μία από τις δύο επιφάνειες ανάλογα με την διευθέτηση των ηθμαγγειωδών δεσμίδων (**Εικόνα 14c**). Πλάγιες τομές στα φύλλα του είδους *Beaucarnea recurvata* αποκαλύπτουν ότι οι σκληρεγγυματικές ίνες είναι ιδιαίτερα επιμήκεις με μικρή διατομή (**Εικόνα 15**). Η ανατομική αυτή κατασκευή ευνοεί τις έντονες σκεδάσεις της ακτινοβολίας όπως αυτή διέρχεται μέσα από το σκληρέγχυμα με αποτέλεσμα την ομογενοποίηση του εσωτερικού φωτεινού μικροπεριβάλλοντος. Επίσης, επιπλέον σκέδαση της ακτινοβολίας αναμένεται από την ύπαρξη ραφίδων στην περιοχή του φωτοσυνθετικού παρεγγύματος (**Εικόνα 15**).

Η υφή και η ανατομική διάπλαση των φύλλων επηρεάζει τις οπτικές τους ιδιότητες και ενδεχομένως αυτές να επηρεάζονται επίσης από τη διευθέτηση της διεύθυνσης διάδοσης του φωτός και του ελάσματος. Με σκοπό τη διερεύνηση του παραπάνω, καταγράφηκε το φάσμα ανάκλασης των φύλλων των τριών ειδών όταν φωτίζονται υπό γωνία  $60^\circ$  και υπό τρεις διαφορετικές γεωμετρικές διευθετήσεις του άξονα του φύλλου σε σχέση με το φως οι οποίες καθορίζονται από την αζιμουθιακή γωνία. Στην εικόνα 14 παρουσιάζονται τα φάσματα ανάκλασης των τριών φύλλων υπό γωνία πρόσπτωσης  $60^\circ$  και τρεις διαφορετικές αζιμουθιακές γωνίες,  $0^\circ$ ,  $45^\circ$  και  $90^\circ$ . Όπως φαίνεται από τα αποτελέσματα, η μεγαλύτερη επίδραση της αζιμουθιακής γωνίας στην ανάκλαση του προσπίπτοντος φωτός σημειώθηκε στο ετεροβαρές

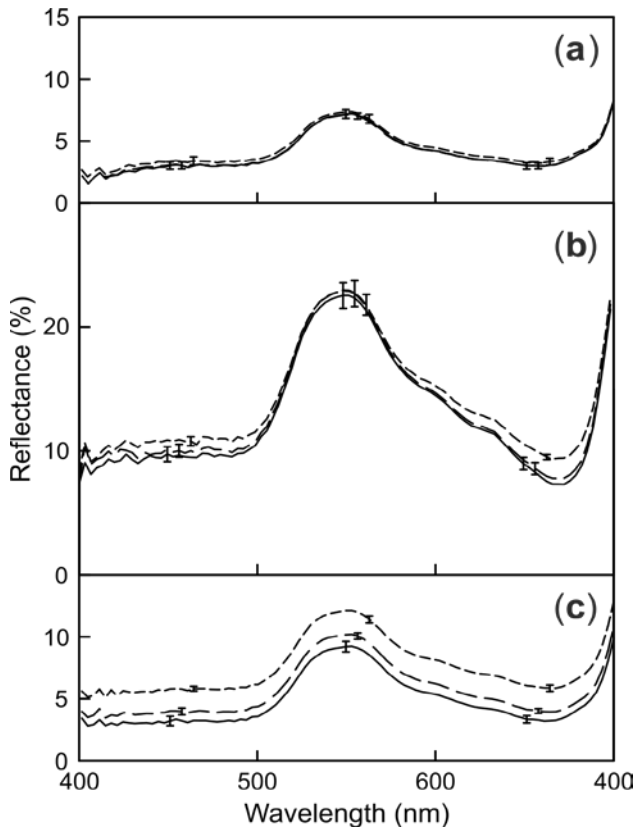


**Εικόνα 14.** Ανατομικά χαρακτηριστικά των φύλλων των τριών ειδών που εξετάστηκαν. (a) *Ceratonia siliqua*, (b) *Tulbaghia violacea*, (c) *Beaucarnea recurvata*. Κλίμακα 200  $\mu\text{m}$ . Στα (a) και (c), οι αστερίσκοι υποδεικνύουν την παρουσία σκληρογύματος. Στο (b), το βέλος υποδεικνύει την παρουσία υδατεγγύματος. Στο (c), οι διακεκομμένες γραμμές δείχνουν τα σημεία τα οποία αντιστοιχούν στις παράλληλες στο άξονα του φύλλου πλάγιες τομές της εικόνας 15.





**Εικόνα 15.** Ανατομικά χαρακτηριστικά των φύλλων του είδους *Beaucarnea recurvata*. Κλίμακα 200  $\mu\text{m}$ .



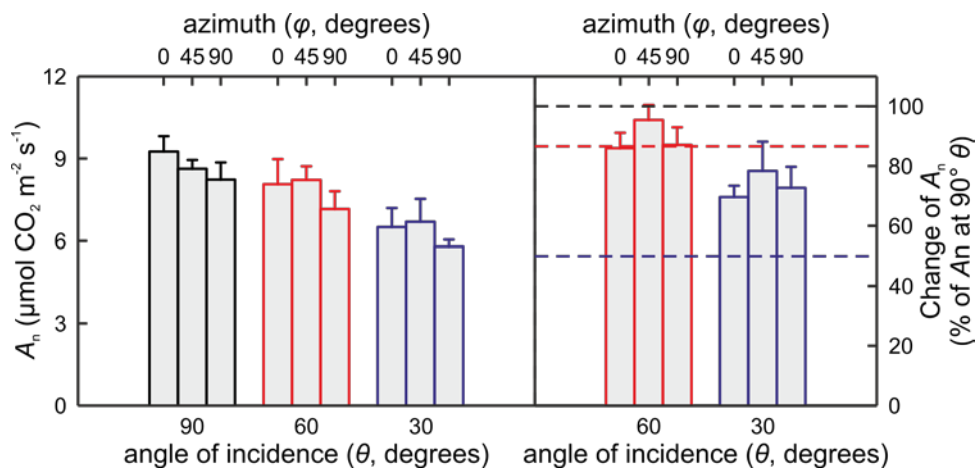
**Εικόνα 16.** Φάσματα ανάκλασης των φύλλων των τριών ειδών που εξετάστηκαν. (a) *Ceratonia siliqua*, (b) *Tulbaghia violacea*, (c) *Beaucarnea recurvata*. Η λήψη των φασμάτων έγινε με γωνία πρόσπτωσης  $60^\circ$  και αζιμουθιακή γωνία  $0^\circ$  (συνεχής γραμμή),  $45^\circ$  (διακεκομμένη γραμμή) ή  $90^\circ$  (σπικτή γραμμή). Οι τιμές είναι μέσοι όροι τριών επαναλήψεων  $\pm$  τυπικό σφάλμα του μέσου. Τα σφάλματα απεικονίζονται σε επιλεγμένα σημεία του φάσματος για λόγους απλότητας.

μονοκότυλο *Beaucarnea recurvata* (**Εικόνα 16**). Η αντίστοιχη επίδραση στο ομοβαρές μονοκότυλο *Tulbaghia violacea* βρέθηκε κατά πολύ μικρότερη (**Εικόνα 16**) ενώ ήταν αμελητέα στο ετεροβαρές δικότυλο *Ceratonia siliqua* (**Εικόνα 16**). Από τα αποτελέσματα αυτά συνάγεται πως κατά κύριο λόγο στο ετεροβαρές μονοκότυλο είδος *Beaucarnea recurvata* η παράλληλη διεύθυνση του φύλλου με το φως συμβάλει στον περιορισμό της ανάκλασης σε σχέση με οποιαδήποτε άλλη γωνία.

### 3.2. Η επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός στη φωτοσυνθετική ταχύτητα των φύλλων των ειδών που μελετήθηκαν

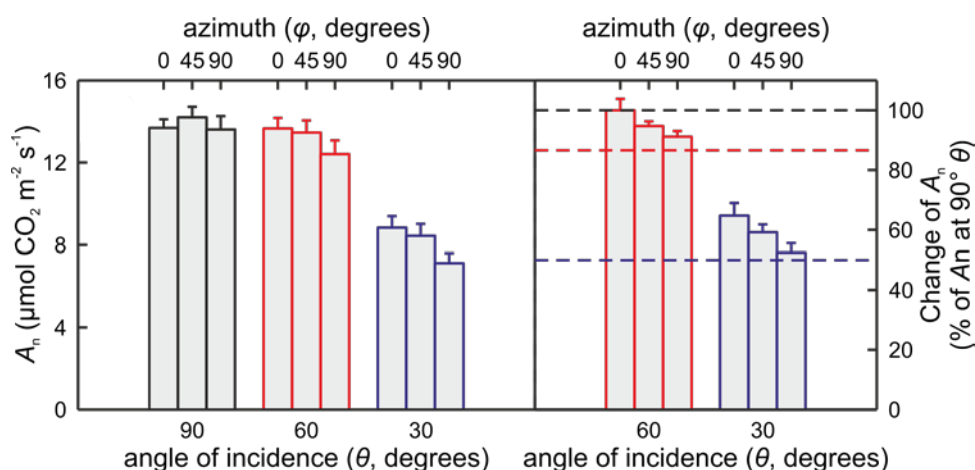
Η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης των φωτεινών ακτίνων στο έλασμα του φύλλου προκάλεσε όπως αναμενόταν μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας η οποία ήταν τόσο μεγαλύτερη όσο μικρότερη ήταν η γωνία. Σημειωτέον ότι όσο μικρότερη είναι η αζιμουθιακή γωνία στα μονοκότυλα είδη τόσο περισσότερο παράλληλη είναι η διεύθυνση διάδοσης της ακτινοβολίας σε σχέση με τις δεσμίδες. Για κάθε γωνία πρόσπτωσης, η γωνία που σχηματίζει η διεύθυνση διάδοσης των φωτεινών ακτίνων σε σχέση με τον άξονα του φύλλου (αζιμουθιακή γωνία) επηρέασε τη φωτοσυνθετική ταχύτητα ανάλογα με το μετρούμενο φυτικό είδος. Συγκεκριμένα, στο είδος *Ceratonia siliqua* η μέση φωτοσυνθετική ταχύτητα μειώθηκε στα επίπεδα του θεωρητικά αναμενόμενου για γωνία πρόσπτωσης ίση με  $60^\circ$  ενώ περαιτέρω μείωση της γωνίας στις  $30^\circ$  είχε ως αποτέλεσμα τη μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας κατά πολύ λιγότερο από αυτό





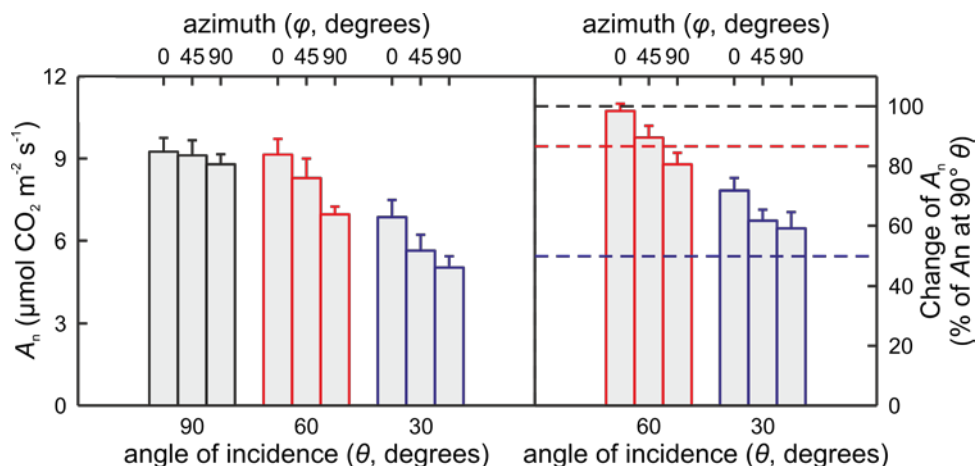
**Εικόνα 17.** Επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός στη φωτοσύνθεση των φύλλων του φυτού *Ceratonia siliqua*. Αριστερά: φωτοσυνθετική ταχύτητα υπό διάφορους συνδυασμούς γωνιών πρόσπτωσης του φωτός και αζιμουθιακών γωνιών μεταξύ του φωτός και του άξονα του φύλλου. Δεξιά: ποσοστό της φωτοσυνθετικής ταχύτητας σε γωνίες μικρότερες των 90° σε σχέση με τη φωτοσύνθεση υπό γωνία 90° για κάθε αζιμουθιακή γωνία. Οι τιμές είναι μέσοι όροι 5-6 επαναλήψεων  $\pm$  τυπικό σφάλμα.

που αναμενόταν (**Εικόνα 17**). Μεταξύ των αζιμουθιακών γωνιών, η γωνία των 45° έδωσε συγκριτικά υψηλότερες τιμές φωτοσυνθετικής ταχύτητας συγκριτικά με τις αζιμουθιακές γωνίες των 0 και 90° τόσο στις 60 όσο και στις 30° (**Εικόνα 17**). Στο είδος *Tulbaghia violacea* παρατηρήθηκε μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας λόγω αλλαγής της γωνίας πρόσπτωσης, μείωση η οποία ωστόσο ήταν σε κάθε περίπτωση μικρότερη της θεωρητικά αναμενόμενης τόσο στις 60 όσο και στις 30° (**Εικόνα 18**). Είναι δε χαρακτηριστικό ότι στην περίπτωση της γωνίας πρόσπτωσης των 60° και υπό αζιμουθιακή γωνία ίση με 0°, η φωτοσυνθετική ταχύτητα δεν μειώθηκε (**Εικόνα 18**). Μεταξύ των τριών αζιμουθιακών



**Εικόνα 18.** Επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός στη φωτοσύνθεση των φύλλων του φυτού *Tulbaghia violacea*. Αριστερά: φωτοσυνθετική ταχύτητα υπό διάφορους συνδυασμούς γωνιών πρόσπτωσης του φωτός και αζιμουθιακών γωνιών μεταξύ του φωτός και του άξονα του φύλλου. Δεξιά: ποσοστό της φωτοσυνθετικής ταχύτητας σε γωνίες μικρότερες των 90° σε σχέση με τη φωτοσύνθεση υπό γωνία 90° για κάθε αζιμουθιακή γωνία. Οι τιμές είναι μέσοι όροι 5-6 επαναλήψεων  $\pm$  τυπικό σφάλμα.

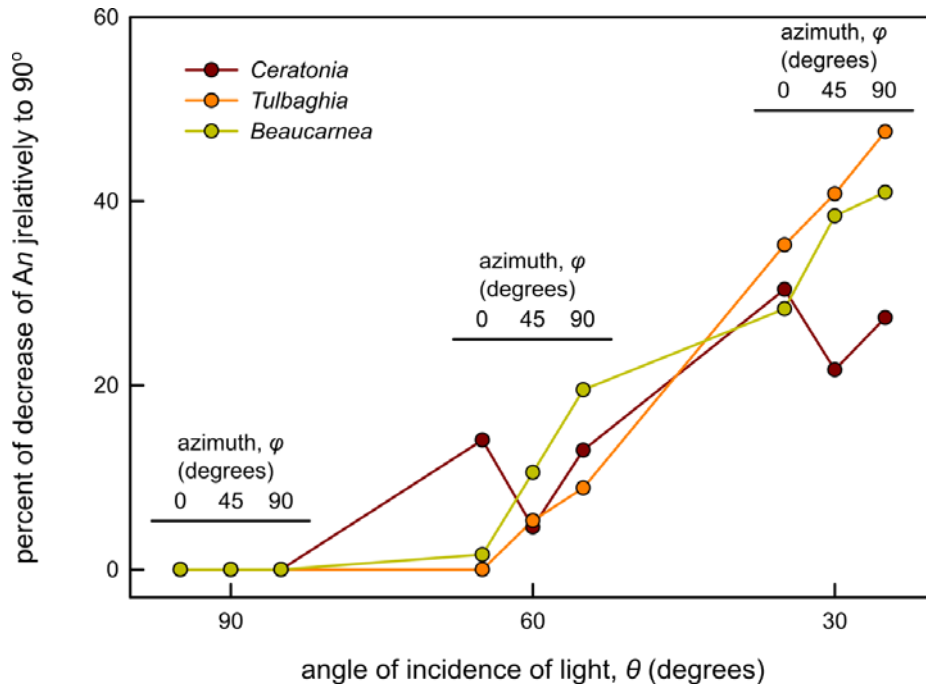
γωνιών, σημειώθηκε μια ομαλή περαιτέρω μείωση της ταχύτητας από τη γωνία 0° προς αυτή των 90°. Το φαινόμενο αυτό παρατηρήθηκε τόσο στη γωνία πρόσπτωσης των 60° όσο και σε αυτή των 30° (**Εικόνα 18**). Ανάλογη εικόνα παρουσίασε το είδος *Beaucarnea recurvata* με τις εξής διαφορές: αφενός η αλλαγή της αζιμουθιακής γωνίας σε γωνία πρόσπτωσης 60° από 0 σε 90° είχε ως αποτέλεσμα τη μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας σε τιμές μικρότερες της θεωρητικά αναμενόμενης, αφετέρου η μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας υπό γωνία πρόσπτωσης ίσης με 30° ήταν αναλογικά μικρότερη αυτής του προηγούμενου είδους και για τις τρεις αζιμουθιακές γωνίες και επιπλέον οι τιμές ήταν υψηλότερες από τις θεωρητικά αναμενόμενες (**Εικόνα 19**).



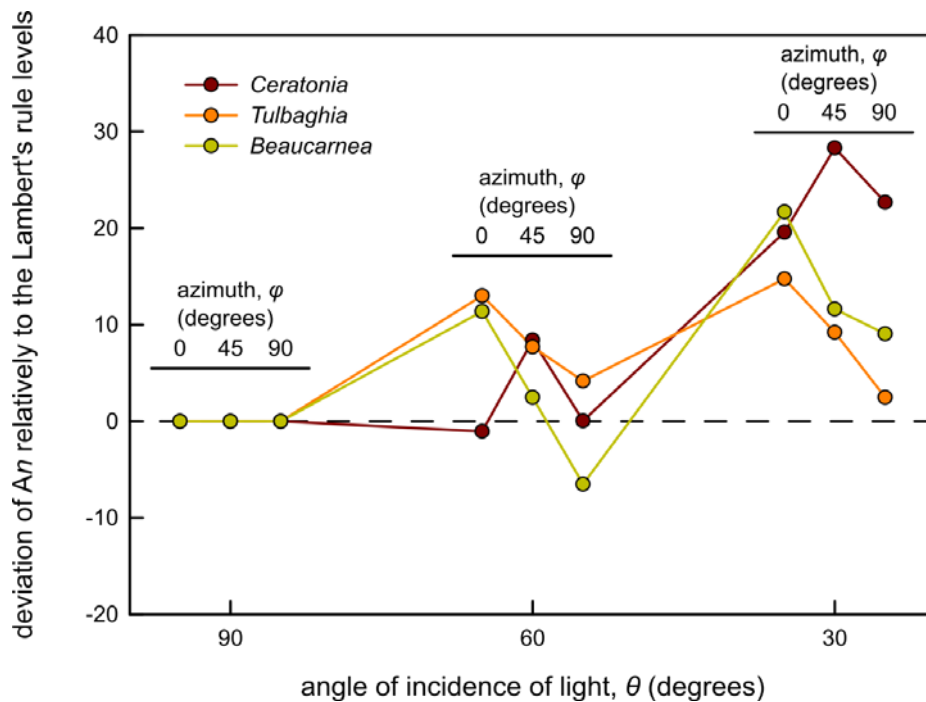
**Εικόνα 19.** Επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός στη φωτοσύνθεση των φύλλων του φυτού *Beaucarnea recurvata*. Αριστερά: φωτοσυνθετική ταχύτητα υπό διάφορους συνδυασμούς γωνιών πρόσπτωσης του φωτός και αζιμουθιακών γωνιών μεταξύ του φωτός και του άξονα του φύλλου. Δεξιά: ποσοστό της φωτοσυνθετικής ταχύτητας σε γωνίες μικρότερες των 90° σε σχέση με τη φωτοσύνθεση υπό γωνία 90° για κάθε αζιμουθιακή γωνία. Οι τιμές είναι μέσοι όροι 5-6 επαναλήψεων ± τυπικό σφάλμα.

Η συγκριτική μελέτη των τριών φυτικών ειδών (**Εικόνες 17-19**) έδειξε σημαντικές διαφορές μεταξύ τους όσον αφορά στην αποδοτικότητα του πλάγιου φωτισμού. Συγκεκριμένα, όπως φαίνεται από την εικόνα 20, η μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας συγκριτικά με αυτή που σημειώνεται σε γωνία πρόσπτωσης 90° είναι εντονότερη όσο αυξάνεται η αζιμουθιακή γωνία σε όλα τα είδη με εξαίρεση το ετεροβαρές δικότυλο είδος *Ceratonia siliqua* στο οποίο η μείωση είναι εντονότερη στις αζιμουθιακές γωνίες των 0 και 90° ενώ είναι μικρότερη στην γωνία των 45°. Περαιτέρω, μεταξύ των δύο μονοκότυλων ειδών, η μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας λόγω αλλαγής της αζιμουθιακής γωνίας είναι περισσότερο προοδευτική στο ομοβαρές είδος *Tulbaghia violacea* (**Εικόνα 20**).

Όπως φαίνεται στην εικόνα 20, η απόκλιση της τιμής της φωτοσυνθετικής ταχύτητας υπό πλάγιο φωτισμό σε σχέση με τη θεωρητικά αναμενόμενη είναι σχεδόν πάντα θετική (με εξαίρεση την περίπτωση του *Ceratonia siliqua* υπό γωνίες 60°/0° (θ/φ) και του *Beaucarnea recurvata* υπό γωνίες 60°/90° (**Εικόνα 21**)). Η θετική απόκλιση που παρατηρήθηκε σχεδόν σε κάθε περίπτωση σημαίνει πως η μετρούμενη φωτοσυνθετική ταχύτητα ήταν σχεδόν πάντα υψηλότερη από τη θεωρητικά αναμενόμενη.

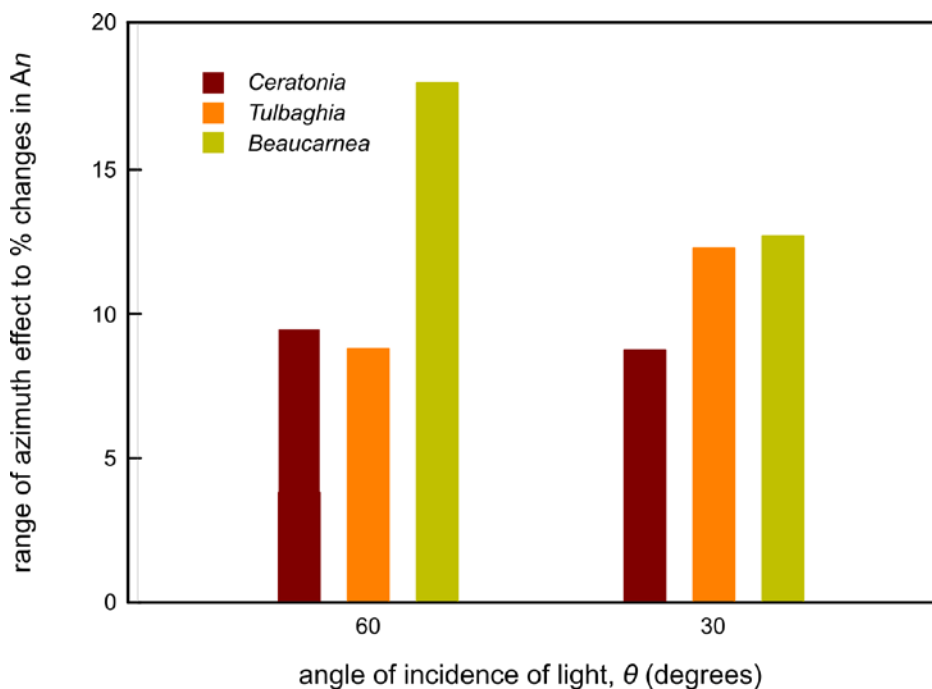


**Εικόνα 20.** Επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός και της αζιμουθιακής γωνίας μεταξύ διεύθυνσης διάδοσης του φωτός και άξονα του φύλλου στη φωτοσύνθεση των φυτών *Ceratonia siliqua*, *Tulbaghia violacea*, *Beaucarnea recurvata*. Στο διάγραμμα απεικονίζεται η ποσοστιαία μείωση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας σε σχέση με αυτή που καταγράφεται στις  $90^\circ$  για κάθε αζιμουθιακή γωνία.



**Εικόνα 21.** Επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός και της αζιμουθιακής γωνίας μεταξύ διεύθυνσης διάδοσης του φωτός και άξονα του φύλλου στη φωτοσύνθεση των φυτών *Ceratonia siliqua*, *Tulbaghia violacea*, *Beaucarnea recurvata*. Στο διάγραμμα απεικονίζεται η απόκλιση της ποσοστιαίας έκφρασης της φωτοσυνθετικής ταχύτητας ως προς αυτή στις  $90^\circ$ , σε σχέση με αυτή που αναμένεται για κάθε γωνία πρόσπτωσης σύμφωνα με τον νόμο του συνημιτόνου.

Η συμβολή της αλλαγής της αζιμουθιακής γωνίας στη φωτοσυνθετική ταχύτητα φαίνεται στην **εικόνα 22**. Συγκεκριμένα, η μεγαλύτερη επίδραση σημειώθηκε σε γωνία πρόσπτωσης 60° για το μονοκότυλο ετεροβαρές είδος *Beaucarnea recurvata* ενώ στο μονοκότυλο ομοβαρές είδος *Tulbaghia violacea* η μεγαλύτερη επίδραση σημειώθηκε στις 30°. Η επίδραση της αζιμουθιακής γωνίας στο ετεροβαρές δικότυλο είδος *Ceratonia siliqua* ήταν ίδια ανεξαρτήτως γωνίας πρόσπτωσης.



**Εικόνα 22.** Επίδραση της αζιμουθιακής γωνίας στο εύρος αλλαγών της φωτοσυνθετικής ταχύτητας των φυτών *Ceratonia siliqua*, *Tulbaghia violacea*, *Beaucarnea recurvata* για κάθε γωνία πρόσπτωσης του φωτός.

## 4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

---

Η επίδραση του πλάγιου φωτισμού στη φωτοσυλλογή και τη φωτοσύνθεση δεν έχει μελετηθεί επαρκώς. Ενώ η αλλαγή της γωνίας πρόσπτωσης ( $\theta$ ) του φωτός έχει άμεση και προβλέψιμη επίδραση στην πυκνότητα των φωτονίων που προσπίπτουν ανά μονάδα επιφάνειας του φύλλου, δεν συμβαίνει κατ' ανάγκη το ίδιο με την απορροφητικότητα του φύλλου και την ταχύτητα φωτοσύνθεσης (Yates, 1981). Η σχέση της φωτονιακής ροής υπό οποιαδήποτε γωνία πρόσπτωσης ( $I_\theta$ ) ως προς το επίπεδο ( $\theta$ ) σε σχέση με την κάθετη γωνία πρόσπτωσης (η οποία αντιστοιχεί σε ένταση  $I_{90}$ ) δίνεται από τον κανόνα του ημιτόνου του Lambert (Jones, 1992):

$$I_\theta = I_{90} \cdot \eta\mu\theta$$

Με βάση τα παραπάνω, η ένταση της ακτινοβολίας που προσπίπτει σε ένα φύλλο όταν το τελευταίο βρίσκεται σε οποιαδήποτε γωνία, διαφορετική των  $90^\circ$ , σε σχέση με τη διεύθυνση του φωτός μπορεί να υπολογιστεί με ακρίβεια. Παρόλα αυτά, οι πειραματικές μετρήσεις των οπτικών ιδιοτήτων των φύλλων υπό συνθήκες πλάγιου φωτισμού συχνά έχουν αποκλίσεις από τις θεωρητικά αναμενόμενες. Οι αποκλίσεις αυτές εξαρτώνται τόσο από το είδος του φυτού όσο και από τη γεωμετρική διεύθυνση του φύλλου ως προς το φως (Ψαρούδη 2008, Λιάτη 2013, Μαυρογιάννη 2015).

Στην παρούσα εργασία μελετήθηκε η επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης του φωτός και της αζιμουθιακής γωνίας στη φωτοσυνθετική ταχύτητα των φύλλων των τριών φυτικών ειδών αναφορικά με τα ιδιαίτερα ανατομικά χαρακτηριστικά κάθε είδους. Από προηγούμενες εργασίες έχει δειχθεί ότι ορισμένα ανατομικά χαρακτηριστικά των φύλλων τροποποιούν τις οπτικές ιδιότητες των φύλλων και συμβάλλουν με τον τρόπο αυτό στην αύξηση της αποδοτικότητας του προσπίπτοντος φωτός για τη διεξαγωγή της φωτοσύνθεσης. Συγκεκριμένα, η ύπαρξη ανατομικών στοιχείων, κυρίως σκληροεργχυσματικές ίνες ή κολλεργχυσματικά κύτταρα τα οποία, ανάλογα με τη γωνία πρόσπτωσης των φωτεινών ακτίνων, άγουν ή σκεδάζουν το φως τροποποιεί το φωτεινό μικροπεριβάλλον στο εσωτερικό του μεσοφύλλου με αποτέλεσμα τη μεγαλύτερη ομογενοποίησή του και επομένως τον εμπλουτισμό των εσωτερικών στρωμάτων του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος με φως (Karabourniotis et al., 2000). Η παραπάνω οπτική λειτουργικότητα μπορεί να αυξήσει τη φωτοσυνθετική απόδοση ανά μονάδα όγκου του φωτοσυνθετικού παρεγχύματος ειδικά σε φύλλα με μεγάλο πάχος (Nikolopoulos et al., 2002). Ανάλογη επίδραση στις οπτικές ιδιότητες των φύλλων αναμένεται να έχει οποιοδήποτε ανατομικό στοιχείο όπου κατά τη διέλευση του φωτός διαμέσου αυτού σημειώνονται μεγάλες εναλλαγές στην τιμή του δείκτη διάθλασης όπως το υδατέγχυμα, το αερέγχυμα, κ.λπ.

Δύο κύρια χαρακτηριστικά της ανατομίας των φύλλων ελήφθησαν υπόψη στην παρούσα εργασία: η αξονική συμμετρία στην ανατομική διάπλαση των φύλλων των μονοκότυλων ειδών και η ετεροβαρής κατασκευή. Επιλέχθηκαν για το σκοπό αυτό ένα ετεροβαρές

δικότυλο, ένα ομοβαρές μονοκότυλο και ένα ετεροβαρές μονοκότυλο είδος. Ο πιθανός ρόλος κάθε ενός από τα παραπάνω ανατομικά χαρακτηριστικά στη φωτοσυλλογή και κατ' επέκταση στη φωτοσύνθεση μπορεί να μελετηθεί λαμβάνοντας υπόψη ότι για τα μονοκότυλα μπορεί να οριστεί συγκεκριμένη γεωμετρική διευθέτηση μεταξύ φύλλου και διεύθυνσης διάδοσης του φωτός (λόγω της αξονικής διάταξης των ιστών και ιδιαίτερα των προεκτάσεων των σκληροεγχυματικών κολεών) ενώ δεν υπάρχει ανάλογη εμφανής σχέση για τα δικότυλα λόγω της διάταξης δικτύου των ιστών (ιδιαίτερα των προεκτάσεων των σκληροεγχυματικών κολεών).

Σύμφωνα με τα αποτελέσματα, υπό συνθήκες πλάγιου φωτισμού, η επίδραση της αζιμουθιακής γωνίας ήταν ιδιαίτερα σημαντική για τα μονοκότυλα φυτικά είδη. Συγκεκριμένα, όταν το φως προσέπιπε παράλληλα στον άξονα του φύλλου (αζιμουθιακή γωνία ίση με  $0^\circ$ ) η σκέδαση των φύλλων του ετεροβαρούς μονοκότυλου *Beaucarnea recurvata* ήταν μικρότερη (συνεπώς η είσοδος του φωτός θα πρέπει να αναμένεται μεγαλύτερη). Τα αποτελέσματα της επίδρασης της αζιμουθιακής γωνίας στη φωτοσύνθεση ήταν επίσης σημαντικά στην περίπτωση των μονοκότυλων ειδών και, ανάλογα με τις οπτικές ιδιότητες, η φωτοσυνθετική ταχύτητα ήταν μέγιστη όταν η αζιμουθιακή γωνία ήταν  $0^\circ$  για κάθε μια γωνία πρόσπτωσης. Η ταύτιση μεταξύ της γεωμετρικής διευθέτησης που οδηγεί σε μεγαλύτερη απορροφητικότητα του φύλλου και αυτής που οδηγεί σε μεγιστοποίηση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας είναι ενδιαφέρον εύρημα και πολύ περισσότερο όταν τα δύο φαινόμενα αφορούν στα μονοκότυλα είδη και όχι στο δικότυλο είδος (με εξαίρεση τη μεγιστοποίηση της φωτοσυνθετικής ταχύτητας των φύλλων του δικότυλου είδους σε αξονική γωνία  $45^\circ$ ). Κρίνοντας από τα μονοκότυλα φυτικά είδη που εξετάστηκαν, φαίνεται πως η επίδραση της αζιμουθιακής γωνίας στη φωτοσύνθεση οφείλεται κατά κύριο λόγο στην αξονική ανατομική διάπλαση παρά στην ετεροβαρή κατασκευή αν και λόγω της τελευταίας φαίνεται πως η επίδραση της αζιμουθιακής γωνίας είναι περισσότερη έντονη. Η ετεροβαρής κατασκευή των φύλλων του δικότυλου *Ceratonia siliqua* ενδεχομένως ευθύνεται για τη μεγιστοποίηση της φωτοσύνθεσης στην αζιμουθιακή γωνία των  $45^\circ$  τόσο υπό γωνία πρόσπτωσης  $60^\circ$  όσο και  $30^\circ$  δεδομένης της αντίστοιχης (κατά  $45^\circ$  σε σχέση με τον άξονα του φύλλου) διευθέτησης των ηθμαγγειωδών δεσμίδων δεύτερης τάξης (και των αντίστοιχων προεκτάσεων των δεσμικών κολεών) αν και αυτό δεν απεικονίστηκε στα αποτελέσματα της ανακλαστικότητας.

Τα αποτελέσματα της παρούσας εργασίας οδηγούν στο συμπέρασμα ότι η ανατομική κατασκευή των φύλλων και οι οπτικές ιδιότητες που τη συνοδεύουν συμβάλλουν στη μεγιστοποίηση της φωτοσυλλογής όταν το φως προσπίπτει υπό γωνία. Η διαπίστωση μικρότερης επίδρασης της γεωμετρικής διευθέτησης μεταξύ φύλλου και φωτεινών ακτίνων στη φωτοσύνθεση στην περίπτωση του δικότυλου φυτικού είδους δεν υποδηλώνει την απουσία δομών των οποίων η λειτουργικότητα αυξάνει τη φωτοσυλλογή και τη

φωτοσύνθεση υπό πλάγιο φως αλλά τη δυσκολία διαπίστωσης του ρόλου αυτών καθώς διαθέτουν δεσμίδες με ποικίλο προσανατολισμό.





## 5. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

---

Η φωτοσυνθετική ταχύτητα υπό πλάγιο φως των φύλλων των φυτών που εξετάστηκαν βρέθηκε σχεδόν σε κάθε περίπτωση υψηλότερη από τη θεωρητικώς αναμενόμενη με βάση τη μείωση της πυκνότητας της φωτονιακής ροής βάσει του νόμου του συνημιτόνου του Lamberts. Επιπλέον, η θετική αυτή απόκλιση ήταν μεγαλύτερη στην περίπτωση των μονοκότυλων ειδών όταν η διεύθυνση του άξονα του φύλλου και η διεύθυνση των φωτεινών ακτίνων ήταν παράλληλες.

Το γεγονός αυτό ενδεχομένως να σχετίζεται με τη γωνία εισόδου των φωτονίων στο μεσόφυλλο και ειδικότερα στα κύτταρα της επιδερμίδας και περαιτέρω στις σκληροεργχυματικές ίνες των ετεροβαρών φύλλων. Το ενδεχόμενο αυτό γίνεται ακόμα πιθανότερο δεδομένης της υψηλότερης απορροφητικότητας των φύλλων υπό τις ίδιες συνθήκες.

Η εμφανής επίδραση των αξονικά διευθετημένων ιστών των μονοκότυλων ειδών στη φωτοσύνθεση και την απορροφητικότητα των φύλλων δεν παρατηρήθηκε στην περίπτωση του δικότυλου είδους γεγονός που ενδεχομένως οφείλεται στη μη-αξονική διεύθετηση των ιστών του συγκεκριμένου φυτού. Εξάιρεση, που όμως ενισχύει την παραπάνω ερμηνεία για τον οπτικό ρόλο των προεκτάσεων των δεσμικών κολεών των ετεροβαρών φύλλων, αποτελεί η μεγιστοποίηση της φωτοσύνθεσης υπό γωνία 45°, γωνία ταυτόσημη με αυτή των ηθμαγγειωδών δεσμίδων δεύτερης τάξης.

Η διαπίστωση μικρότερης επίδρασης της γεωμετρικής διεύθετησης μεταξύ φύλλου και φωτεινών ακτίνων στη φωτοσύνθεση στην περίπτωση του δικότυλου φυτικού είδους δεν υποδηλώνει την απουσία δομών των οποίων η λειτουργικότητα αυξάνει τη φωτοσυλλογή και τη φωτοσύνθεση υπό πλάγιο φως αλλά τη δυσκολία διαπίστωσης του ρόλου αυτών λόγω της μη-αξονικής διεύθετησης των ιστών στα φύλλα των δικότυλων ειδών.



## 6. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

---

1. Alberte RS, Thornber JP (1974) *Plant Physiol Suppl* 53:47
2. Andersson, B. and Barber, J. 1996. Mechanisms of photodamage and protein degradation during photoinhibition of photosystem II. In: N.R. 4.Baker (ed) *Photosynthesis and the environment*, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, pp 101-121
3. Baltzer J.L., Thomas S.C., 2005. Leaf optical responses to light and soil nutrient availability in temperate deciduous trees, *American Journal of Botany* 92(2): 214-223
4. Barradas V.L., Jones H.G. and Clark J.A. 1998. Sunfleck dynamics and canopy structure in a *Phaseolus vulgaris* L. canopy. *International Journal of Biometeorology*, 42: 34-43.
5. Bartley, G.E. and Scolnik, P.A. 1995. Plant carotenoids: Pigments for photoprotection, visual attraction and human health. *Plant Cell*, 7: 1027-1038
6. Bjorkmann O,Holmgren P(1963) *Physiol Plant* 16:889-914
7. Boardman NK, Anderson JM, Goodchild DJ (1978) In: *Current topics in bioenergetics*, vol 8, pp 35–109, New York, Academic Press
8. Brodersen, C.R., Vogelmann, T.C. 2007. Do epidermal lens cells facilitate the absorptance of diffuse light? *American Journal of Botany*, 94: 1061-1066.
9. Brodersen, C.R., Vogelmann, T.C., Williams, W.E., Gorton, H.L. 2008. A new paradigm in leaf-level photosynthesis: Direct and diffuse lights are not equal. *Plant, Cell and Environment*, 31: 159-164.
10. Brown JS, Alberte RS, Thornber JP (1975) In: (M. Avron ed) *Proc 3rd Int Congr Photosynthesis*, Elsevier, Amsterdam, vol 3, pp 1951-1962
11. De Lucia, E.H., Shenoi, H.D., Naidu, S.L., Day, T.A. 1991. Photosynthetic symmetry of sun and shade leaves of different orientations. *Oecologia*, 87: 51-57
12. Demmig-Adams, B. and Adams, W.W. 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 1: 21-26
13. Genge S,Pilger D ,Hiller RG (1974) *Biochim Biophys Acta* ,851;331
14. Ghirardi ML, McCauley SW, Melis A (1986) *Biochim Biophys Acta* 851:331
15. Gregory RPF (1989)*Biochemistry of Photosynthesis*. 3<sup>Rd</sup> edition ,Wiley Publications

16. Gould K.S., Vogelmann T.C., Han T. and Clearwater M.J. 2002. Profiles of photosynthesis within red and green leaves of *Quintinia serrata*. *Physiologia Plantarum*, 116: 127-133.
17. Hall D, Rao KK (1999) *Photosynthesis 6<sup>th</sup> edition*, Cambridge University Press
18. Ishida A., Toma T., Marjenah, 1999. *Tree physiology* 19, 117-124
19. Jones, H.G. 1992. *Plants and Microclimate*, Cambridge University Press, New York, pp. 428.
20. Junge W (1977) *Encycl Plant Physiol*
21. Karabourniotis G. 1998. Light-guiding function of foliar sclereids in the evergreen sclerophyll *Phillyrea latifolia*: a quantitative approach. *Journal of Experimental Botany*, 49: 739-746. Karabourniotis G., Bornman J.F. and Liakoura V. 1999. Different leaf surface characteristics of three grape cultivars affect leaf optical properties as measured with fibre optics: possible implication in stress tolerance. *Australian Journal of Plant Physiology*, 26: 47-53. Karabourniotis G., Papastergiou N., Kabanopoulou E. and Fasseas C. 1994. Foliar sclereids of *Olea europaea* may function as optical fibres. *Canadian Journal of Botany*, 72: 330-336.
22. Karabourniotis G., 1998: A possible optical role of the bundle sheath extensions of the heterobaric leaves of *Vitis vinifera* and *Quercus coccifera*. *Plant, Cell and Environment* 23: 423-430.
23. Knapp A.K., Vogelmann T.C., McClean T.M. and Smith W.K. 1988. Light and chlorophyll gradients within *Cucurbita cotyledons*. *Plant, Cell and Environment*, 11: 257-263
24. Kumar HD, Singh HN (1979) *Plant metabolism (the McMillan Press L.T.D)* p 85-1122
25. Lawlor, D.W. 2001. *Photosynthesis*. Oxford: Bios Scientific Publishers
26. Leong TY, Anderson JM (1983) *Biochim Biophys Acta*
27. Liakopoulos G, Nikolopoulos D, Klouvatou A, Vekkos KA, Manetas Y, Karabourniotis G (2006) *Annals of Botany* 98: 257–265
28. Liakoura V.; Fotelli M.; Rennenberg H.; Karabourniotis G., 2009: Should structure–function relations be considered separately for homobaric vs. heterobaric leaves? *American Journal of Botany* 96 (3): 612-619.
29. Lichtenthaler HK, Kuhn G, Prenzel U, Meier D (1982) *Physiol Plant* 56: 183
30. Liu X.L., Xu S.M. and Woo K.C. 2003. Influence of leaf angle on photosynthesis and the xanthophyll cycle in the tropical tree species *Acacia crassicarpa*. *Tree Physiology*, 23: 1255-1261

31. Manetas, Y., Drinia, A. and Petropoulou, Y. 2002. High contents of anthocyanins in young leaves are correlated with low pools of xanthophyll cycle components and low risk of photoinhibition. *Photosynthetica*, 40: 349-354
32. Manetas, Y., Petropoulou, Y., Psaras, G.K. and Drinia, A. 2003. Exposed red (anthocyanic) leaves of *Quercus coccifera* display shade characteristics. *Functional Plant Biology*, 30: 265-270
33. McClendon JH., 1992: Photographic survey of the occurrence of bundleseath extensions in deciduous dicots. *Plant Physiology* 99: 1677-1679.
34. Murchie E.H., Chen Y., Hubbart S., Peng S., Horton P., 1999, *Plant physiology* .Vol.119, pp.553-563
35. Niinemets U. and Fleck S. 2002. Petiole mechanics, leaf inclination, morphology, and investment in support in relation to light availability in the canopy of *Liriodendron tulipifera*. *Oecologia*, 132: 21-33.
36. Nikolopoulos D.; Liakopoulos G.; Drossopoulos I.; Karabourniotis G., 2002: The Relationship between Anatomy and Photosynthetic Performance of Heterobaric Leaves. *Plant Physiology* 129:235-243.
37. Pearcy R.W. 1990. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 41: 421-453.
38. Peter GF, Thornber JP (1991) In: *Methods in Plant Biochemistry*, vol 5, Academic Press, London, pp 195
39. Pessarakli M (1997) *Handbook of Photosynthesis*, Dekker Publications 1<sup>st</sup> edition
40. Posada J.M., Sievann R., Messier C., Pertunnen J., Nikinmaa E., Lechowicz M.J., 2012. *Annals of botany*, 110: 731-741
41. Ridge Irene (2005) *Φυσιολογία Φυτών ,Εκδόσεις ΙΩΝ*
42. Sieffermann-Harms D, Joyard J , Douce R (1978) *Plant Physiol* 30. Terashima I., 1992: Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photosynthesis Research* 31: 195-212.
43. Siefermann-Harms D. 1985. Carotenoids in photosynthesis. I. Location in photosynthetic membranes and light-harvesting function. *Biochimica et Biophysica Acta*, 811: 325-355.
44. Steyn W.J., Wand S.J.E., Holcroft D.M. and Jacobs G. 2002. Anthocyanins in vegetative tissues: a proposed unified function in photoprotection. *New Phytologist*, 155: 349-361.
45. Taiz, L. and E. Zeiger (2002) *.Plant physiology*

46. Terashima, I. 1992. Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photosynthesis Research*, 31: 195-212.
47. Thombre RR, Karadge BA (1991) *Photosynthetica* 25:517
48. Vainstein A , Peterson C , Thornber JP (1989) *J Biol Chem* 246:4058
49. Vogelmann T.C. 1993. Plant tissue optics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 44: 231-251.
50. Vogelmann T.C., Nishio J.N. and Smith W.K. 1996. Leaves and light capture: light penetration and gradients of carbon fixation within leaves. *Trends in Plant Science*, 1(2): 65-70.
51. Wylie R.B. 1952. The bundle sheath extension in leaves of dicotyledons. *Am. J. Bot.* 39: 645–651.
52. Yates D.J. ,1981 *Plant physiology*, 8, 335-46
53. Αϊβαλάκης Γ, Καραμπουρνιώτης Γ , Φασσέας Κ (2005) Γενική Βοτανική Εκδόσεις ΕΜΒΡΥΟ
54. Αϊβαλάκης, Γ., Καραμπουρνιώτης, Γ. και Φασσέας, Κ. 2003. Σημειώσεις Γενικής Βοτανικής. Αθήνα: Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών
55. Γαλάτης Β, Γανωτάκης Δ, Γκανή-Σπυροπούλου Κ ,Καραμπουρνιώτης Α , Κοτζάμπασης Κ , Κωσταντινίδου Ε-Ι, Μανέτας Ι, Ρουμπελάκη-Αγγελάκη ΑΚ (2003) Φυσιολογία Φυτών, Από το μόριο στο περιβάλλον , Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης , Ηράκλειο
56. Δροσοπουλος Ι. 1998. Φυσιολογία φυτών. Εκδόσεις Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών.
57. Λιάτη Μαρία. 2013. Επίδραση του πλάγιου φωτισμού στη φωτοσυνθετική ταχύτητα ετεροβαρών φύλλων δικότυλων και μονοκότυλων φυτικών ειδών
58. Ελευθερίου ΕΠ(2007) Βοτανική βιολογία φυτικού κυττάρου και ιστολογία φυτών. University Studio Press
59. Καραμπουρνιώτης, Γ.Α. 2003. Φυσιολογία Καταπονήσεων των Φυτών. Εκδόσεις Έμβρυο.
60. Κλουβάτου Ασπασία . 2003. Μεταβολές των φωτοσυνθετικών χαρακτηριστικών των φύλλων τριών ποικιλιών αμπέλου κατά τη διάρκεια της ανάπτυξής τους
61. Κοντογιώργου Αικ. 2012. Ανατομικές και φυσιολογικές διαφορές μεταξύ φύλλων διαφορετικής ηλικίας της χαρουπιάς (*Ceratonia siliqua*). Μεταπτυχιακή Ερευνητική Εργασία. Εργαστήριο Ηλεκτρονικής Μικροσκοπίας, Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών

62. Μανέτας Ι. 2005. Φυσιολογία φυτών. Εκδόσεις Ιών.
63. Μαυρογιάννη Εβίτα. 2015. Επίδραση του πλάγιου φωτισμού στη φωτοσύνθεση σε σχέση με την ανατομία των φύλλων. Μελέτη μέσω φθορισμομετρίας χλωροφύλλης
64. Μπουράνης Δ., 2007. Φυσιολογία φυτών. Εκδόσεις Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών.  
Τσέκου Ι.Β., Ηλία Η.Φ., 2007. Μορφολογία και ανατομία φυτών. Εκδοτικός οίκος αδελφών Κυριακίδη
65. Ψαρούδη Βαρβάρα. 2008. Οπτικές ιδιότητες και φωτοσυνθετική απόδοση ομοβαρών και ετεροβαρών φύλλων: η επίδραση της γωνίας πρόσπτωσης της φωτοσυνθετικά ενεργού ακτινοβολίας.